

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



**COMPORTAMIENTO MIGRATORIO Y
ESTRATEGIAS DE MUDA EN PASERIFORMES**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

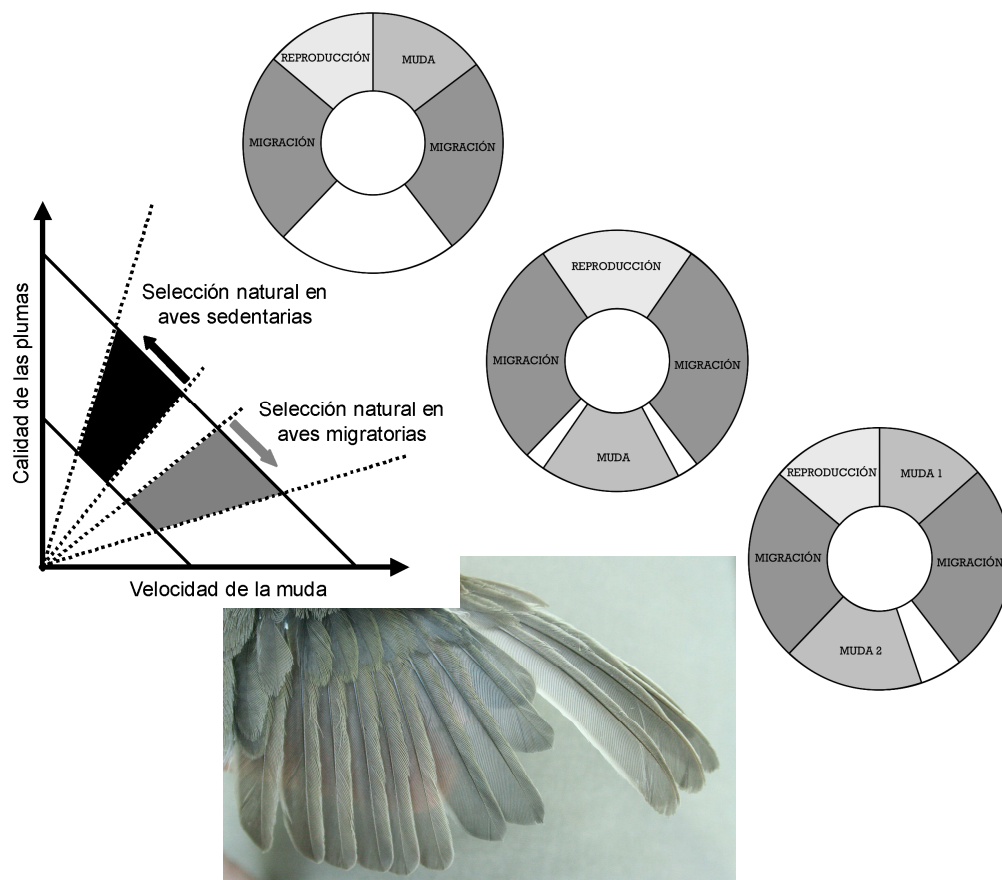
Iván de la Hera Fernández

Bajo la dirección de los doctores
José Luis Tellería Jorge
Javier Pérez Tris

Madrid, 2009

- **ISBN: 978-84-692-7624-2**

COMPORTAMIENTO MIGRATORIO Y ESTRATEGIAS DE MUDA EN PASERIFORMES



Iván de la Hera Fernández

Tesis Doctoral 2009



Departamento de Zoología y Antropología Física
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid

**COMPORTAMIENTO MIGRATORIO Y
ESTRATEGIAS DE MUDA EN PASERIFORMES**

Iván de la Hera Fernández

Tesis Doctoral 2009



Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Ciencias Biológicas
Departamento de Zoología y Antropología Física

Comportamiento migratorio y estrategias de muda en passeriformes

Memoria presentada por el Licenciado Iván de la Hera Fernández para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas, dirigida por el Dr. José Luis Tellería Jorge y el Dr. Javier Pérez Tris, de la Universidad Complutense de Madrid.

Madrid, Enero de 2009

El doctorando

V.ºB.º del director

V.ºB.º del director

Iván de la Hera Fernández

José Luis Tellería Jorge

Javier Pérez Tris

ÍNDICE

Agradecimientos.....	9
Introducción general y conclusiones: comportamiento migratorio y estrategias de muda en passeriformes.....	11
Resumen.....	12
Compromisos entre migración y muda: marco conceptual.....	13
Objetivos.....	18
Consideraciones metodológicas.....	19
Resultados y discusión integradora.....	26
Conclusiones.....	31
Capítulo 1: Un estudio comparativo del comportamiento migratorio y la masa corporal como determinantes de la duración de la muda en passeriformes.....	33
Capítulo 2: Utilidad de la ptilocronología como método de estudio de la duración de la muda en aves.....	45
Capítulo 3: El comportamiento migratorio afecta al compromiso entre tasa de crecimiento y calidad de las plumas en la curruca capirotada <i>Sylvia atricapilla</i>.....	61
Capítulo 4: ¿Afecta la fenología de la muda al compromiso entre duración de la muda y calidad de las plumas? Una aproximación inter e intraespecífica.....	75
Capítulo 5: Comportamiento migratorio y asignación diferencial de recursos entre las plumas del ala y de la cola en la curruca capirotada <i>Sylvia atricapilla</i>.....	89
Capítulo 6: El comportamiento migratorio determina las propiedades mecánicas de las plumas de vuelo en la curruca capirotada <i>Sylvia atricapilla</i>.....	101
Bibliografía.....	113
Anexo I: Una prueba de la validez de los análisis de funciones discriminantes para diferenciar aves por sus rasgos morfológicos: el caso de las curruacas capirotadas (<i>Sylvia atricapilla</i>) migratorias y sedentarias invernantes en el sur ibérico.....	121

AGRADECIMIENTOS (*)

En primer lugar, quiero dar las gracias a mis directores, José Luis Tellería y Javier Pérez Tris, por su valiosa ayuda e implicación en este proyecto de Tesis. Además, quiero hacer extensible el agradecimiento al resto de los compañeros del grupo de investigación (“subunidad curruca”) y, especialmente, a aquellos que me han precedido (mis directores, Roberto Carbonell y Álvaro Ramírez), cuyo bagaje ha sido un privilegiado punto de partida sobre el que empezar a construir esta Tesis. Con todos ellos, y con los que ahora empiezan, no sólo he aprendido un montón de cosas, sino que también he disfrutado de parajes preciosos y de jornadas de campo inolvidables (¡Ya lo sé!: “disfrutón”). ¡Esta Tesis es también vuestra!

Asimismo, son diversas las personas a las que debo agradecer su tiempo y ayuda puntual. Empezando por la planta 9 de la facultad, José Díaz (*i.e.* Pepe) estuvo siempre accesible para atender mis dudas sobre análisis estadísticos y me ayudó en la redacción de algunos capítulos, y Francisco Pulido aportó valiosos comentarios que mejoraron las versiones iniciales de algunos manuscritos. Saltando de edificio, los compañeros del Departamento de Ecología siempre me facilitaron amablemente el uso del “cuarto oscuro” y su valioso contenido (¿?): la balanza digital de mayor precisión de la facultad. También quiero dar las gracias a Alejandro Onrubia y Azaitz Unanue por su inestimable colaboración en la toma de las muestras (¡Os debo un palé entero de latas de conserva de sardinillas al limón!). Durante mi estancia en la Universidad de Lund, Anders Hedenström, Thord Lundgren y Kent Persson me ayudaron pacientemente en la realización de los análisis de las propiedades mecánicas de las plumas, y Staffan Bensch proporcionó algunas muestras importantes.

También quiero dar las gracias a todos los estudiantes y becarios que han trabajado en el departamento de Zoología y Antropología Física por la agradable convivencia durante estos años, y por lo reparador y saludable de reírnos (juntos) de nosotros mismos y nuestros problemas (aunque tengo la sensación de que han existido algunos sesgos...). Además, como no, debo reconocer su actitud vigilante por ayudarme a mantener un perfecto equilibrio entre trabajo y ocio (¿otro “trade-off”?). Ahora, por fin... me toca corresponderos... ¿Habéis acabado vuestras tesis? :-P

Aunque no directamente relacionadas con la Tesis, igualmente quiero dar las gracias a todas las personas que, fuera de la universidad, me han aportado su cariño y

amistad durante este tiempo. A los muchos que dejé en Vitoria y que no se han olvidado de mí (con un recuerdo especial para nuestro amigo Iker Salazar), y también a los viejos y nuevos amigos que han (re)surgido en Madrid o dondequiera que me tocara estar (con momentos estelares en Lund). De la misma manera, quiero dar las gracias a todas las personas que, al compartir conmigo sus conocimientos y transmitirme su apego por la naturaleza, han influido, involuntariamente, en las decisiones que he ido tomando para llegar hasta aquí. En este sentido, quiero recordar a José Luis Vélez del Burgo, quien me introdujo, a su manera, en esto de la ornitología, y también a los compañeros de *Txepetxa*, IAN, HONTZA, SEAR, “Proyecto Avutarda”...

Por último, gratitud infinita a mi familia (Segundo, Sole y Alberto), porque lo han dado todo por mí sin esperar nada a cambio, porque me escuchan y me brindan su ayuda cuando es necesaria. A ellos les dedico esta Tesis.

(*) Nota: Esta Tesis ha sido financiada por el Departamento de Educación, Universidades e Investigación del Gobierno Vasco (a través de una beca de formación de personal investigador: BFI. 04-33) y el Ministerio Español de Ciencia y Tecnología (Proyectos CGL2004-02744/BOS y CGL2007-62937/BOS). Asimismo, la Diputación Foral de Álava, la Comunidad Autónoma de Madrid y la Junta de Andalucía proporcionaron los permisos necesarios para la captura de las aves y la toma de las muestras.

INTRODUCCIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

**COMPORTAMIENTO MIGRATORIO Y ESTRATEGIAS DE
MUDA EN PASERIFORMES**

COMPORTAMIENTO MIGRATORIO Y ESTRATEGIAS DE MUDA EN PASERIFORMES

RESUMEN

La adopción del comportamiento migratorio en las aves podría limitar el tiempo y los recursos disponibles durante el verano para sustituir el plumaje viejo por uno nuevo (muda). Esta Tesis explora la existencia de ajustes y adaptaciones durante la muda en respuesta a estas restricciones asociadas con la migración. Para ello se consideraron datos bibliográficos de especies de aves paseriformes de la región Paleártica, así como diversos rasgos obtenidos de muestras biológicas (plumas) de poblaciones naturales (i.e. tasas de crecimiento, masa, estructura y comportamiento mecánico de las plumas), que informan sobre la ejecución de la muda. Esta información se relacionó con el comportamiento migratorio de las aves a través de aproximaciones inter e intraespecíficas empleando el método comparativo y técnicas de estadística convencionales. Las presiones temporales que implica la migración han conducido a una reducción de la duración de la muda en las especies que llevan a cabo este proceso entre la reproducción y la migración otoñal. Sin embargo, esta aceleración del proceso de sustitución del plumaje está asociada con la producción de plumas de menor masa y, por lo tanto, menos complejas estructuralmente, lo que puede afectar a su funcionalidad. Dado que un plumaje de baja calidad reduciría la eficacia biológica de las aves, y especialmente la de aquellas que deben afrontar los exigentes desplazamientos migratorios, las aves migratorias han desarrollado diversos mecanismos de compensación. Por un lado, algunas especies migratorias transaharianas han optado por modificar la ubicación temporal de la muda. De esta forma, han trasladado el proceso de muda al periodo invernal para evitar las limitaciones temporales que supone mudar en verano. A su vez, esto les permite obtener plumas más complejas y pesadas. Por otro lado, en las especies en las que un cambio fenológico de la muda no parece viable, las aves han optado por otras soluciones menos perceptibles. En primer lugar, y suponiendo que las aves migratorias pueden optimizar el uso de los recursos disponibles para la síntesis del plumaje, asignan más material a los tractos del plumaje que tienen mayor relevancia funcional (por ejemplo, las plumas primarias del ala). En segundo lugar, a igualdad de inversión de material en las plumas, las aves migratorias parecen capaces de

obtener plumas con mejores propiedades mecánicas que sus equivalentes sedentarias. Esta Tesis señala la importancia de la migración, y sus costes asociados, en la variación de las estrategias de muda de las aves, sugiriendo la existencia de una compleja serie de ajustes de la muda que han podido evolucionar integrados con otro tipo de rasgos morfológicos, fisiológicos y del comportamiento en las aves migratorias.

COMPROMISOS ENTRE MIGRACIÓN Y MUDA: MARCO CONCEPTUAL

La capacidad de los organismos para reproducirse (su eficacia biológica o *fitness*) depende de una adecuada gestión de las múltiples actividades que deben realizar a lo largo de su vida. Obviamente, los individuos no pueden maximizar la inversión en todas sus funciones vitales debido a limitaciones de tiempo y/o de su propia capacidad para adquirir suficientes nutrientes. En consecuencia, estas actividades esenciales compiten por los recursos disponibles en el organismo, lo que conduce a compromisos entre ellas. De esta forma, un aumento en la inversión de recursos en una función determinada suele implicar la reducción del presupuesto disponible para otras (Roff 1992, Stearns 1992). Dado que la acción de la selección natural favorece las posibilidades de reparto de los recursos que se ajustan mejor a las circunstancias ecológicas y a la trayectoria evolutiva de los organismos, estos compromisos pueden ayudar a entender la variación fenotípica existente en las poblaciones naturales.

Las estrategias vitales de las aves son muy diversas (Bennett y Owens 2002). Sin embargo, e independientemente de esta aparente heterogeneidad, la mayoría de las especies disponen sus actividades esenciales en una secuencia bastante predecible. En las zonas templadas, la mayor parte de los passeriformes aprovechan el pico de productividad del verano para reproducirse e, inmediatamente después, reemplazar todas sus plumas viejas por otras nuevas en un proceso llamado muda (Fig. 1, Ginn y Melville 1983). Poco después de finalizar la muda, se inicia el deterioro ambiental que precede al invierno y que lleva a algunas especies o poblaciones a desplazarse a zonas menos adversas (estrategia migratoria). Otras especies o poblaciones, en cambio, optan por mantenerse en sus áreas de reproducción (estrategia sedentaria). En cualquier caso, ambas alternativas llevan a las aves a enfrentarse a un periodo desfavorable (la invernada) que, en caso de ser superado, les dará la posibilidad de afrontar una nueva reproducción.



Figura 1. Detalle de la muda secuencial de las plumas del ala de una curruca capirotada *Sylvia atricapilla*.

La reproducción y la muda son dos actividades que requieren una gran cantidad de tiempo y energía, por lo que las aves evitan solaparlas entre sí y con otras actividades costosas, como la migración (Jenni y Winkler 1994). En las aves sedentarias (Fig. 2A) la reproducción y la muda sólo estarían limitadas por la llegada de las condiciones invernales desfavorables. Sin embargo, esta situación, supuestamente apacible, puede verse alterada por la inclusión de dos viajes migratorios en el ciclo anual. Estos desplazamientos exigen gran cantidad de energía y una dedicación de tiempo exclusiva, por lo que un ave migratoria dispondría de menos recursos y tiempo que un ave sedentaria para llevar a cabo las actividades habituales del verano (i.e. establecer un territorio, encontrar pareja, construir el nido, criar a los pollos y, por último, mudar; Fig. 2B). Por si esto fuera poco, las aves migratorias deben enfrentarse a otras desventajas adicionales que un estilo de vida sedentario no comporta (por ejemplo, desventajas competitivas frente a los residentes en las áreas de reproducción e invernada, necesidad de familiarizarse con los nuevos territorios; Cox 1985). En este escenario tan restrictivo, se ha considerado que los costes causados por la migración podrían ser asumidos por la muda, ya que una reducción de la inversión en reproducción parece poco ventajosa en términos de eficacia biológica (Nilsson y Svensson 1996, Dawson *et al.* 2000). Asimismo, dado que la muda postreproductiva normalmente se ubica inmediatamente antes de la migración, y esta requiere de una exigente preparación previa (por ejemplo, la acumulación de reservas energéticas para el viaje), puede darse un compromiso

adicional entre la muda y las etapas previas al inicio de la migración otoñal, que reduciría aún más la cantidad de recursos que pueden ser asignados a la producción del plumaje (Lindström *et al.* 1994, Bonier *et al.* 2007).

Independientemente de su historia evolutiva, todas las aves migratorias se enfrentan a una serie de problemas comunes ante los que han respondido con adaptaciones similares que, en conjunto, definen lo que se denomina el *síndrome migratorio* (Piersma *et al.* 2005, Hedenström 2008). Las adaptaciones que permiten aumentar la eficiencia del viaje migratorio han acaparado la mayor parte de la atención (por ejemplo, las modificaciones morfológicas o la adquisición de mecanismos de orientación). Sin embargo, apenas ha sido estudiada la existencia de respuestas adaptativas que afecten a rasgos o actividades que funcionan en otros contextos. Un caso paradigmático es el escaso conocimiento disponible acerca de los mecanismos que han podido desarrollar las aves migratorias para abordar los problemas a los que se exponen durante la muda.

Muchos de los planteamientos en torno al conflicto entre muda y migración se apoyan en experimentos de laboratorio en los que se trata de reproducir, a través de modificaciones del fotoperiodo, las limitaciones temporales que pueden experimentar las aves al mudar (Hall y Fransson 2000, Dawson 2004, Serra *et al.* 2007). De estas aproximaciones se deduce la existencia de un compromiso entre la duración de la muda y la calidad del plumaje obtenido. Así, aumentos en la velocidad de la muda reducen la cantidad de material que puede formar parte de la estructura de las plumas, lo cual tiene consecuencias sobre la funcionalidad del plumaje (Dawson *et al.* 2000, Serra 2001). Estos resultados se han asociado con la idea, no suficientemente apoyada por datos empíricos, de que las especies y poblaciones migratorias tienden a reducir la duración de la muda con relación a sus equivalentes sedentarias (Jenni y Winkler 1994). Desde esta perspectiva, la migración alteraría el equilibrio del citado compromiso, lo que podría desembocar en la obtención de un plumaje de calidad reducida. De esta forma, aunque un ave migratoria se puede beneficiar, en primera instancia, de una muda rápida y de un inicio temprano de la migración, esta circunstancia podría llevar asociados costes a largo plazo sobre la supervivencia y la capacidad de reproducción futura (Dawson *et al.* 2000, Metcalfe y Monaghan 2001). Estos costes podrían relacionarse con una menor resistencia de las plumas al desgaste (Serra 2001), una reducción de la capacidad de termorregulación de las aves (Nilsson y Svensson 1996) o un deterioro del comportamiento mecánico de las plumas (Dawson *et al.* 2000). En cualquier caso, dada

la importancia de un plumaje de buena calidad en las aves, y particularmente en aquellas que deben realizar vuelos de larga duración, la selección natural podría haber favorecido la aparición de mecanismos que alteraran el compromiso entre duración de la muda y calidad del plumaje.

En la actualidad, un problema fundamental para abordar estas cuestiones es que algunos parámetros esenciales de la muda (por ejemplo, la velocidad de la muda o la calidad del plumaje) son difíciles de estimar en poblaciones naturales. Por este motivo, la variación natural de la muda y su relación con el comportamiento migratorio es poco conocida (Underhill *et al.* 1992, Serra 2001), lo que impide comprobar la validez externa de muchos de los resultados obtenidos mediante aproximaciones experimentales. Sin embargo, conocer lo que sucede en la naturaleza es primordial, ya que las generalizaciones a partir de resultados experimentales, que se obtienen en condiciones de laboratorio muy simplificadas, pueden llevar a interpretaciones incorrectas.

Otro aspecto de indudable interés en el estudio de los compromisos entre muda y migración es el papel que puede desempeñar este conflicto en la evolución y diversificación de las estrategias de muda (Jenni y Winkler 1994, Kjellén 1994). Algunos autores han sugerido que las limitaciones temporales relacionadas con la migración pueden ser las responsables de la aparición de patrones de muda alternativos a la muda de verano (considerado el patrón de muda ancestral en regiones templadas; Svensson y Hedenström 1999, Hall y Tullberg 2004). Esta afirmación viene apoyada por el hecho de que, en el Paleártico, todas las variantes a la muda de verano se han desarrollado en especies que se desplazan al África subsahariana para pasar el invierno (especies migratorias transaharianas). Estas especies realizan largas migraciones que podrían limitar drásticamente el tiempo disponible en los territorios de reproducción para llevar a cabo una muda funcional (Fig. 2C). Ante esta situación, algunas de estas especies se habrían visto forzadas a diferentes soluciones, siendo dos de ellas las más comunes: (1) interrumpir la muda para migrar, y retomarla una vez han llegado a los cuarteles de invernada (muda suspendida, Fig. 2D; Hall y Fransson 2001); y (2) en los casos más extremos donde la limitación temporal podía ser aún mayor, aplazar todo el proceso de muda al periodo invernal (muda invernal, Fig. 2E; Jenni y Winkler 1994). En paralelo a estas estrategias, un patrón de muda inusual y de difícil interpretación es el adoptado por el mosquitero musical *Phylloscopus trochilus*. Esta especie migratoria transahariana realiza dos mudas completas en cada ciclo anual, una en las áreas estivales

europas, y otra en las áreas de invernada africanas (Fig. 2F, Underhill *et al.* 1992). En cualquier caso, los factores que han conducido a esta variación de estrategias de muda, o el significado evolutivo de ellas, son todavía poco conocidos.

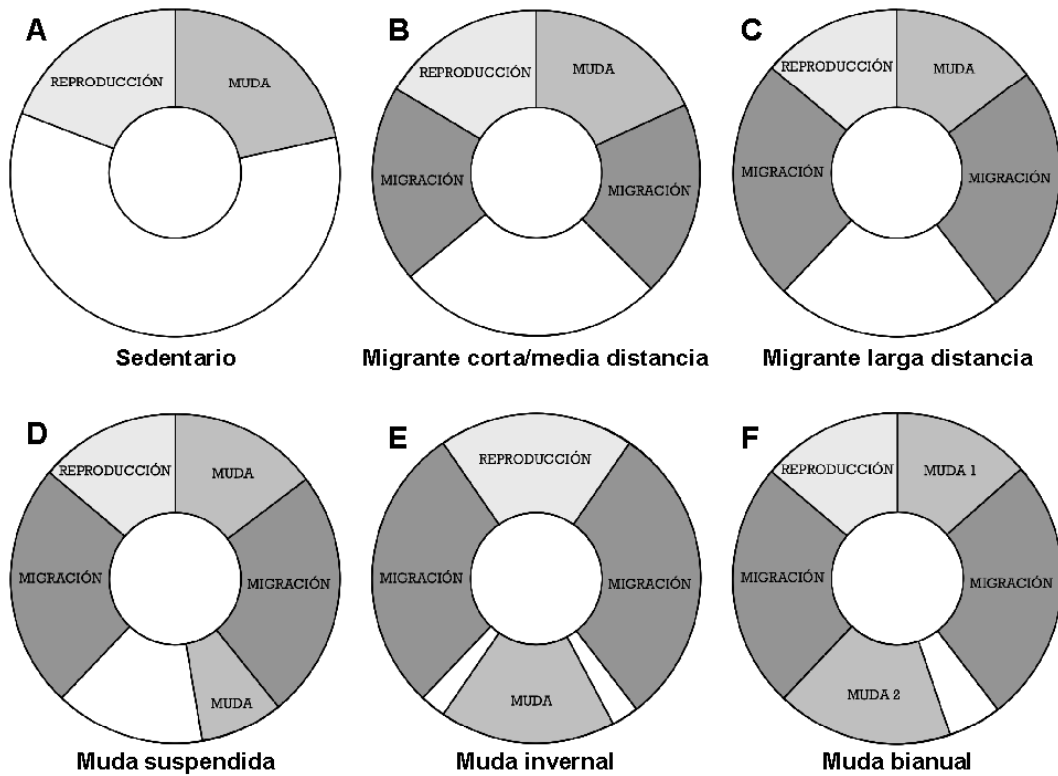


Figura 2. Representación esquemática de las principales estrategias de organización del ciclo anual en las especies de passeriformes del Paleártico occidental. A, B y C muestran diferentes niveles de limitación temporal sobre la reproducción y la muda de verano a causa del aumento de la intensidad del comportamiento migratorio (A: sedentarios, no limitados temporalmente; B: migrantes de corta/media distancia, con limitaciones intermedias; C: migrantes de larga distancia, sufrirían una drástica reducción del tiempo disponible para mudar tras la reproducción). D (muda suspendida), E (muda invernal) y F (muda bianual) constituyen alternativas al patrón de muda de verano surgidas en especies migratorias de larga distancia (migrantes transaharianos).

OBJETIVOS GENERALES

A partir de lo expuesto anteriormente, el objetivo principal de esta Tesis es evaluar las consecuencias de la migración sobre el proceso de muda (duración y calidad del plumaje resultante), y explorar la existencia de respuestas adaptativas que compensen los posibles costes de una muda acelerada en las aves migratorias. Para ello, la Tesis se ha organizado en seis capítulos que tratan cuestiones interrelacionadas, y que profundizan en el compromiso entre el comportamiento migratorio y la muda en poblaciones naturales. Asimismo, también se aborda la implicación de este conflicto en la evolución de las estrategias de muda. Los objetivos particulares de cada uno de los capítulos presentados son los siguientes:

Capítulo 1- Analiza si las diferencias en el comportamiento migratorio contribuyen a explicar la variación entre especies en la duración de la muda de verano. Hasta ahora, esta asociación no había sido evaluada controlando el posible efecto confundidor del tamaño corporal o de las relaciones filogenéticas entre especies que, en cambio, sí se consideran en esta aproximación.

Capítulo 2- Evalúa la utilidad de la ptilocronología (el estudio de la tasa de crecimiento de las plumas a partir de la medición de sus barras de crecimiento) para predecir variaciones en la duración de la muda entre especies y entre mudas diferentes dentro de especies (véase el mosquitero musical; Fig. 2F). Asimismo, se discuten las implicaciones de estos resultados con relación a la evolución de la duración de la muda de las aves, y la utilidad de la ptilocronología como un método de estimación de dicho parámetro.

Capítulo 3- Explora la existencia de un compromiso entre velocidad de la muda y calidad del plumaje a través del análisis de la tasa de crecimiento y la masa de las plumas rectrices de la cola en la curruca capirotada *Sylvia atricapilla*. Este compromiso podría estar oculto por las diferencias entre individuos en su capacidad para adquirir recursos. Para salvar esta dificultad, se utilizaron poblaciones migratorias y sedentarias de curruca capirotada que muestran presiones de selección opuestas en los rasgos estudiados. Esta circunstancia permite hacer predicciones sobre la variación en la tasa de crecimiento, la masa de las plumas y su relación entre y dentro de poblaciones, en caso de existir un compromiso entre los dos rasgos.

Capítulo 4- Estudia las diferencias en la duración de la muda y la masa de las plumas entre especies migratorias transaharianas que difieren en su estrategia de muda

(muda de verano vs. muda invernal). Complementariamente, analiza las diferencias entre mudas en la masa de las plumas para el mosquitero musical, la única especie que realiza ambos tipos de muda en el mismo ciclo anual. De esta forma, se pretende explorar si la fenología de la muda afecta al compromiso entre duración de la muda y calidad de las plumas, lo que puede contribuir a entender la evolución de las estrategias de muda en los passeriformes.

Capítulo 5- Analiza si las limitaciones temporales y energéticas que causa la migración alteran las reglas de reparto de los recursos disponibles para las plumas entre dos tractos del plumaje con diferente relevancia funcional. Para abordar esta cuestión se compararon las masas de plumas rectrices y primarias de curruacas capirotadas migratorias y sedentarias.

Capítulo 6- Estudia la variación en las propiedades mecánicas de las plumas (a través del análisis de la resistencia a la flexión) con relación al comportamiento migratorio. Para ello se compararon plumas primarias y rectrices de poblaciones migratorias y sedentarias de curruca capirotada. Asimismo, se analizó si las diferencias en el comportamiento mecánico de las plumas se pueden explicar por la variación en su estructura (anchura del raquis, y masa y longitud de las plumas), o si, una vez controladas estas variables, el comportamiento migratorio muestra efectos adicionales sobre la resistencia a la flexión de las plumas.

CONSIDERACIONES METODOLÓGICAS

Esta Tesis ha combinado el análisis de información extraída de la bibliografía (duración de muda, Ginn y Melville 1983; comportamiento migratorio, Wernham *et al.* 2002; masa corporal, Dunning 1993), y datos de poblaciones de aves obtenidos en el campo, para estudiar la relación entre la migración y la muda. Los estudios se han centrado en diferentes especies de passeriformes reproductores en el Paleártico occidental que muestran diferentes estrategias de muda (muda de verano, muda invernal, muda bianual), así como distintos patrones de migración (sedentarios, migrantes presaharianos y migrantes transaharianos). Con estos datos, se han llevado a cabo estudios multiespecíficos, aplicando métodos de corrección filogenética (método comparativo: contrastes independientes de la filogenia o modelos generales lineales filogenéticos; Felsenstein 1985, Garland *et al.* 1992, 1993). Además, se han desarrollado estudios

intraespecíficos con el mosquitero musical *Phylloscopus trochilus* y, especialmente, con la curruca capirotada *Sylvia atricapilla*. El primero es un buen modelo debido a su extraordinaria estrategia de muda (muda completa bianual, Fig. 2F; Underhill *et al.* 1992), que encierra en un mismo ciclo anual los dos patrones de muda completa más habituales en passeriformes: mudar en verano o en invierno. Esta circunstancia permite hacer comparaciones entre las dos mudas dentro de una misma especie, lo que en el contexto de los patrones obtenidos de los estudios multispecíficos puede proporcionar mayor robustez a los resultados. Por otro lado, la curruca capirotada es una especie en la que podemos encontrar poblaciones migratorias y sedentarias (Crampton 1992, Shirihaei *et al.* 2001). Esta situación es muy útil para comparar poblaciones que coinciden en muchos aspectos ecológicos y evolutivos (dado que pertenecen a la misma especie), pero que difieren en su comportamiento migratorio.

Las principales variables con las que se ha trabajado en esta Tesis son la duración de la muda, la velocidad de crecimiento de las plumas (dos variables relacionadas) y la calidad del plumaje. Como se ha comentado con anterioridad, la obtención de estimas de la duración de la muda en el campo es muy difícil, hasta el punto de que su estudio en los plazos de una Tesis Doctoral es inabordable. Ginn y Melville (1983) hicieron una detallada síntesis de la duración de la muda, y otros parámetros relacionados con este proceso, para poblaciones británicas de una amplia variedad de passeriformes, proporcionando estimas obtenidas a partir de una metodología estandarizada. Esta fuente bibliográfica proporciona información para un conjunto de especies suficientemente diverso en estrategias de muda y comportamiento migratorio (Jenni y Winkler 1994, Wernham *et al.* 2002), por lo que pudo ser empleada en las aproximaciones interespecíficas presentadas en esta Tesis (Capítulos 1, 2 y 4). Sin embargo, a la hora de estimar la duración de la muda a nivel de población o de individuo, y dada la dificultad de obtener un volumen de información suficiente para implementar algunos de los métodos utilizados tradicionalmente (Underhill y Zucchini 1988, Bensch y Grahm 1993, Rothery y Newton 2002), se optó por una aproximación alternativa y de más fácil aplicación. Esta técnica consiste en estimar la velocidad de la muda a través del cálculo de una de sus principales componentes: la tasa de crecimiento individual de las plumas (Bensch y Grahm 1993). Esta variable fue obtenida midiendo la longitud que ocupan 10 barras de crecimiento en las plumas de la cola, una técnica conocida como ptilocronología (Fig. 3A; Grubb 2006). Las plumas presentan de forma natural un patrón alterno de bandas claras y oscuras perpendiculares al eje de la pluma.

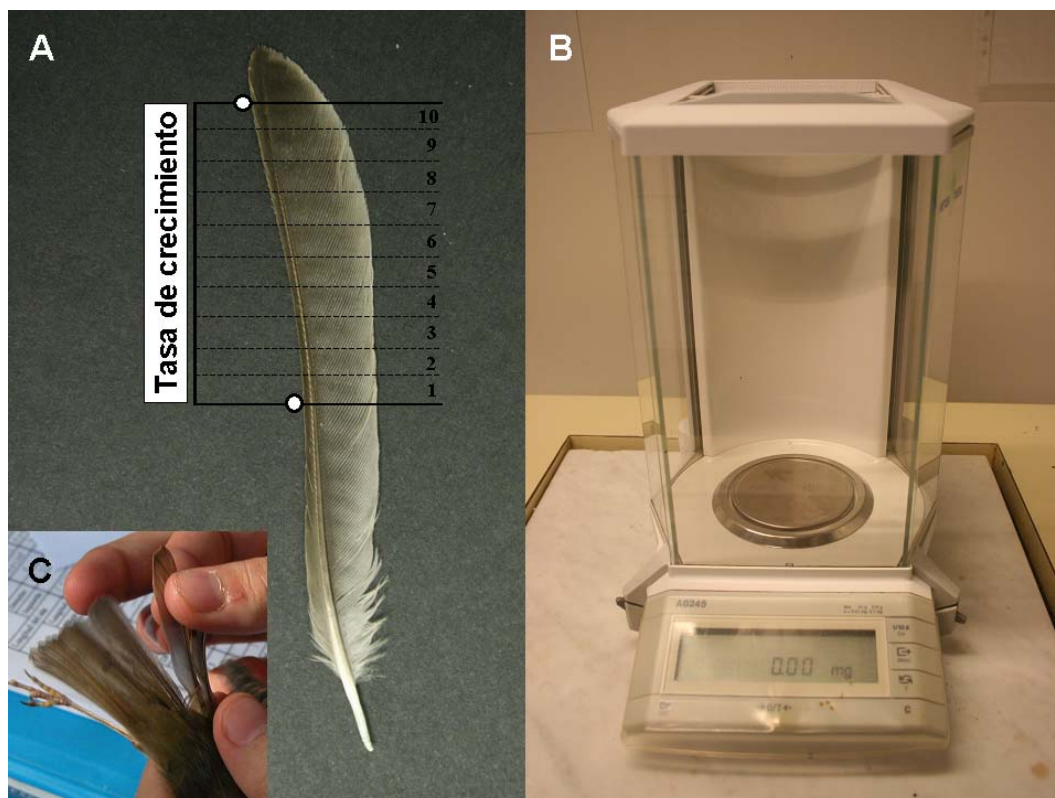


Figura 3. Técnicas de análisis de las plumas. La tasa de crecimiento de las plumas se calculó a través de la medición de 10 barras de crecimiento en el borde de ataque de la pluma (A). Los círculos blancos representan los puntos de medición que son marcados con alfileres sobre una cartulina. La calidad de la pluma se estimó a través de su masa total medida en una balanza digital, en este caso del modelo Mettler Toledo® AG-245 (B). Las muestras de plumas se tomaron de aves capturadas en el campo a las que se les extrajo al menos una pluma rectriz quinta (la segunda más externa de las plumas de vuelo de la cola, C).

Cada par de bandas clara y oscura se denomina barra de crecimiento y equivale a la cantidad de pluma producida a lo largo de un día (Brodin 1993), siendo la parte clara producida durante la noche y la oscura durante el día (Fig. 3A). En el Capítulo 2 se evalúa la validez de esta aproximación para estimar diferencias entre especies y dentro de especies en la duración de la muda, y se discute su utilidad y posibilidades de aplicación.

Por otro lado, la estimación de la calidad del plumaje en aves no está en absoluto formalizada. La bibliografía sugiere que determinados rasgos de las plumas que contribuyen a una mayor complejidad estructural, como el tamaño del raquis o la densidad de barbas, podrían estar asociadas con la calidad de las plumas (Corning y Biewener 1998, Rohwer *et al.* 2005). Afortunadamente, se da la circunstancia de que, a medida que aumenta el desarrollo de estos elementos estructurales de las plumas, también aumenta su masa. Este hecho ha sido comprobado en las plumas del estornino

pinto *Sturnus vulgaris*, en las que la resistencia a la flexión (una propiedad mecánica de las plumas con importantes implicaciones aerodinámicas) y al desgaste se correlacionan con la masa de la pluma (Dawson *et al.* 2000). Por ello, se decidió utilizar la masa de las plumas como un índice de su calidad. Una ventaja importante de esta medida es que puede ser obtenida fácilmente empleando una balanza digital de precisión (Fig. 3B). La masa de las plumas fue empleada tanto en estudios multiespecíficos, relacionándola con las diferencias en la duración de la muda entre especies (Capítulo 4); como en intraespecíficos, donde se asoció a sus respectivas tasas de crecimiento, a la masa de otras plumas, o a sus propiedades mecánicas (Capítulos 3, 5 y 6).

Tanto la tasa de crecimiento como la masa de las plumas fueron calculadas en plumas de vuelo de la cola (rectrices). En todos los casos se extrajo una o las dos rectrices quintas, es decir, las segundas más externas de la cola (Fig. 3C; Jenni y Winkler 1994). La decisión de utilizar estas plumas pretende dar la mejor solución al compromiso entre minimizar el perjuicio de la función aerodinámica del plumaje de las aves, y obtener una pluma representativa y de fácil medición. En este sentido, las rectrices son plumas de vuelo de gran tamaño donde es considerablemente más fácil medir las barras de crecimiento en comparación con otras plumas. Por otro lado, los planteamientos e hipótesis expuestos en los capítulos 5 y 6 exigieron el muestreo de otros trectos del plumaje. Concretamente, además de una rectriz, se tomó una única primera primaria (la primaria más interna del ala; Jenni y Winkler 1994), en la que sólo se midió la masa, ya que las barras de crecimiento resultan poco conspicuas en esta pluma.

Por sus importantes implicaciones, es importante distinguir si las plumas que tiene un ave han sido producidas durante una muda completa del plumaje (plumas adultas), o son las plumas sintetizadas en el nido en las primeras fases de desarrollo del individuo (plumas juveniles). Los procesos que dan lugar a las plumas adultas y juveniles son sensiblemente distintos (Jenni y Winkler 1994). Por ejemplo, las plumas de vuelo juveniles crecen simultáneamente junto a otras estructuras corporales, y su desarrollo depende del aporte de alimento de los padres y de la competencia por los recursos con el resto de pollos del nido. Sin embargo, las plumas adultas se reemplazan y crecen de forma secuencial, y su crecimiento depende de la capacidad del propio individuo para encontrar alimento. Las plumas adultas y juveniles se identificaron en este estudio empleando las técnicas generales para el datado de especies de aves (Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994). Aunque el estudio de la relación entre muda y

comportamiento migratorio implica el análisis de plumas adultas (las producidas en una muda completa), algunos capítulos también incluyeron en sus análisis plumas juveniles (Capítulos 4, 5 y 6). La comparación de estos dos tipos de plumajes es un tema lateral en esta Tesis que, no obstante, resulta interesante en sí mismo, ya que permite explorar si las diferencias en las condiciones de desarrollo entre plumajes tienen efectos en la estructura y calidad de las plumas. Además, también permite evaluar si existe alguna interacción entre el tipo de plumaje y el comportamiento migratorio.

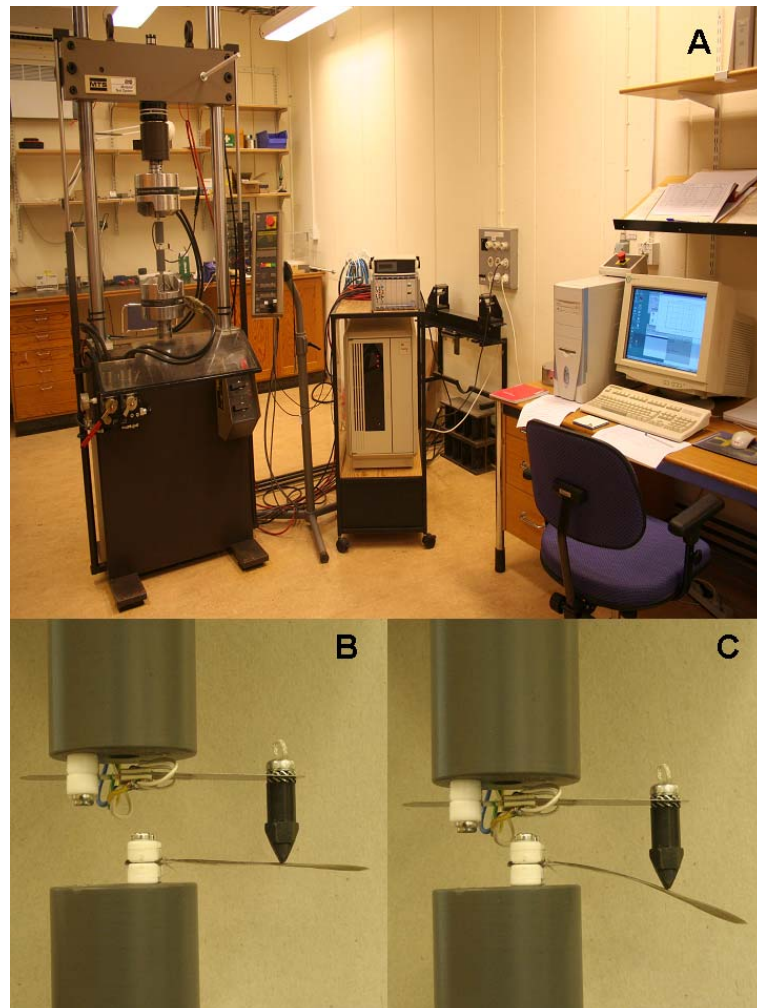


Figura 4. Módulo Material Testing Systems MTS ® 810, utilizado para la estimación de la resistencia a la flexión de las plumas (A). Se muestra la posición inicial del dispositivo o previa al inicio del ensayo (B), y la situación final tras una deformación de 6 mm de la pluma en el eje del dispositivo de carga (C).

Una aclaración adicional es que, a lo largo de la Tesis, no se hace referencia a las mudas parciales que desarrollan muchas aves juveniles y los adultos de algunas especies. El motivo de esta omisión es que estas mudas parciales rara vez afectan a las

plumas de vuelo utilizadas en esta Tesis (primarias y rectrices). Por ello, cuando se habla de muda se hace referencia, en la mayoría de los casos, a las mudas completas.

En el Capítulo 6 se empleó una técnica específica para estimar la resistencia de las plumas a la flexión, una propiedad con importantes implicaciones aerodinámicas (Videler 2005). Para ello, se utilizó un dispositivo específico adaptado a una máquina para el ensayo de materiales sólidos (Fig. 4A). Las plumas se colocaban de una en una en una abrazadera de plástico recubierta de silicona para evitar daños sobre el cálamo de la pluma. Seguidamente, se ponía en contacto el dispositivo de carga con la parte dorsal del raquis, a 26 y 31 mm de su base para primarias y rectrices respectivamente, pero evitando alterar la conformación normal de la pluma (posición inicial: Fig. 4B). A partir de ese momento se iniciaba el análisis que duraba 3 minutos. Un ordenador registraba la fuerza que era necesaria aplicar para doblar la pluma 0,05 mm cada 1,5 segundos, hasta completar una deformación total de la pluma de 6 milímetros en el eje del dispositivo de carga (Fig. 4C). Con los 120 datos de fuerza y desplazamiento que se obtienen para cada pluma, se obtuvo una recta de regresión cuya pendiente fue empleada como un índice de su resistencia a la flexión (véase Capítulo 6).

La mayoría de las plumas utilizadas en esta Tesis fueron extraídas de aves capturadas en distintas localidades de la Península Ibérica, con la única excepción de una submuestra de plumas de mosquitero musical, que fueron obtenidas en el sur de Suecia. Los muestreos de aves se realizaron con redes japonesas, aprovechando muestreos diseñados específicamente (por ejemplo, de curruca capirotada en varias localidades ibéricas), y muestreos oportunistas en sesiones de captura de aves no específicamente planificadas para este estudio. Así, muchas de las muestras fueron obtenidas durante los pasos migratorios, lo que nos impide conocer la localidad exacta en la que los individuos desarrollaron su plumaje. Sin embargo, esta circunstancia no constituye un problema en los estudios multispecíficos, ya que las diferencias entre especies en los rasgos de las plumas son más grandes que la variación que existe entre individuos de una misma especie (véase Capítulo 2). Algo parecido se puede aplicar para el ampliamente distribuido mosquitero musical, para el que un posible efecto confundidor del origen geográfico de los individuos sobre los patrones observados, se espera que sea pequeño en comparación con las grandes diferencias existentes entre mudas (Underhill *et al.* 1992). En cambio, el caso de la curruca capirotada sí que exige algunos comentarios. Todos los datos provenientes de esta especie, fueron obtenidos de



Figura 5. Diferenciación morfológica entre currucas capirotadas migratorias (con alas largas y apuntadas, y cola corta) y sedentarias (con alas cortas y redondeadas, y cola larga).

aves capturadas durante el invierno en la región del Campo de Gibraltar, sur de la Península Ibérica. En esta área coinciden durante el invierno las currucas capirotadas que viven todo el año en esta zona (sedentarias), y las poblaciones migratorias que se reproducen en el norte y centro de Europa (Pérez-Tris y Tellería 2002). Ambos grupos poblacionales fueron diferenciados empleando funciones discriminantes basadas en rasgos morfológicos que varían con relación al comportamiento migratorio (Pérez-Tris *et al.* 1999, Tellería y Carbonell 1999). Las currucas capirotadas migratorias muestran alas más largas y puntiagudas, y colas más cortas que las sedentarias (Fig. 5). Aunque la diferenciación de currucas capirotadas migratorias y sedentarias en sus áreas de invernada en simpatría no fue un objetivo de esta Tesis, durante su desarrollo se comprobó empíricamente la eficacia de la función discriminante desarrollada originalmente por Pérez-Tris y colaboradores (1999). Así, en un nuevo estudio que se incluye en esta Tesis como Anexo I, se generó una nueva función discriminante apoyada en una muestra más grande de aves reproductoras de comportamiento migratorio conocido. Usando esta función, se pudo comprobar que la probabilidad con que se clasifican las currucas capirotadas migratorias como tales durante el invierno es mayor que la probabilidad con que se clasifican en verano. Por otro lado, y como cabría esperar, las aves sedentarias se clasifican como tales con igual probabilidad en ambas

estaciones. En consecuencia, la identificación de las currucas migratorias y sedentarias a partir de su morfología puede considerarse correcta en la gran mayoría de los casos, con la ventaja de que, en el supuesto de que unas pocas aves hubieran sido incorrectamente clasificadas, dichos errores harían que la comparación entre aves migratorias y sedentarias fuese conservadora.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN INTEGRADORA

Determinantes de la duración de la muda

La muda es un proceso necesario en el ciclo anual de las aves, que tiene por objeto el mantenimiento de la funcionalidad del plumaje (Ginn y Melville 1983). La duración de la muda puede verse afectada por multitud de factores (por ejemplo, necesidades de vuelo durante la muda, tamaño corporal), entre los que el comportamiento migratorio es considerado como un determinante fundamental (Jenni y Winkler 1994, Kjellén 1994). Los resultados obtenidos en el Capítulo 1 corroboran la hipótesis de que la migración conduce a una reducción de la duración de la muda, lo que se detectó a través de una aproximación interespecífica. Así, se mostró una tendencia significativa a acelerar la muda a medida que las especies aumentan la intensidad de su comportamiento migratorio (Capítulo 1, Fig. 3). Además, el análisis realizado permitió descartar que este patrón estuviera confundido por las relaciones filogenéticas entre especies o por una posible reducción del tamaño corporal de las especies migratorias con relación a las sedentarias que, de hecho, no fue observada en este estudio. Sin embargo, las aves más grandes sí que tuvieron mudas más prolongadas que las pequeñas (Capítulo 1, Fig. 2), lo que se asocia con un mayor coste aerodinámico de la muda a medida que aumenta el tamaño corporal.

Ptilocronología y duración de la muda

Son diversos los métodos que se han propuesto para estimar la duración de la muda, y que han contribuido al conocimiento de este proceso en poblaciones naturales de aves (Ginn y Melville 1983, Underhill y Zucchini 1988, Bensch y Grahn 1993, Rothery y Newton 2002). Sin embargo, todas estas técnicas requieren el análisis de individuos que

se encuentran en pleno proceso de muda, momento en el que las aves reducen su movilidad y son considerablemente más difíciles de capturar (Haukioja 1971, Ginn y Melville 1983). Debido a esta circunstancia, ni siquiera un intenso trabajo de campo garantiza la obtención de una muestra de datos suficientemente grande para testar nuestras hipótesis.

En el Capítulo 2 se detectó que la tasa de crecimiento de las plumas rectrices de la cola medida por medio de la ptilocronología, se correlaciona con la duración total de la muda en una serie de especies de passeriformes (Capítulo 2, Fig. 2). Además, esta asociación también se produjo entre mudas en el caso del mosquitero musical (Capítulo 2, Fig. 3). Así, tasas más rápidas de crecimiento de las plumas se asocian con mudas más cortas. Aunque el poder de predicción de este método es reducido por efecto de otras variables (el número de plumas en crecimiento simultáneo), los estudios de la muda que, empleando la ptilocronología, observen diferencias significativas en las tasas de crecimiento, muy probablemente estarán reflejando la existencia de diferencias de mayor magnitud en la duración de la muda (Capítulo 2, Fig. 4). En el Capítulo 3 se empleó esta aproximación, que es más sencilla de implementar que otros métodos, para estudiar variaciones en la velocidad de la muda entre poblaciones migratorias y sedentarias de curruca capirotada.

Migración y compromiso entre duración de la muda y calidad de las plumas

Al analizar las tasas de crecimiento de las plumas de la cola en la curruca capirotada, se observó que el comportamiento migratorio contribuyó a explicar significativamente las diferencias en este parámetro (Capítulo 3, Fig. 2A). Si asumimos la utilidad de la ptilocronología como estimador de la velocidad de la muda (Capítulo 2), las tasas de crecimiento más rápidas de las curruacas capirotadas migratorias apoyan una menor duración de su muda con relación a las poblaciones sedentarias. Asimismo, la obtención de muestras de plumas nos permitió explorar si estas diferencias en la tasa de crecimiento se traducen en variaciones en la estructura y masa de las plumas, como sugieren las aproximaciones experimentales (Dawson *et al.* 2000, Hall y Fransson 2000). Efectivamente, las poblaciones migratorias de curruca capirotada no sólo produjeron sus plumas rectrices más rápido, sino que también sintetizaron plumas estructuralmente más simples (i.e. raquis más estrechos y menor densidad de barbas; Capítulo 3, Tabla 1), lo que se tradujo en una menor masa (Capítulo 3, Fig. 2B). Al

explorar los datos a nivel individual, se detectaron diferencias entre poblaciones en las reglas de reparto de los recursos destinados a la síntesis de estas plumas. Así, los individuos migratorios invirtieron más en crecimiento, mientras los sedentarios asignaron más recursos a la estructura y masa de las plumas (Capítulo 3, Fig. 1 y 3). Estos resultados indican una correlación negativa entre estos dos rasgos en poblaciones naturales, lo que podría ser resultado del compromiso entre la duración de la muda y la calidad del plumaje.

Compromisos y estrategias de muda en migrantes transaharianos

La reducción observada entre especies y dentro de especies en la duración de la muda, se puede interpretar como una consecuencia de las presiones temporales que conllevan los estrictos programas genéticos de las aves migratorias en sus ciclos anuales (Pulido *et al.* 2001, Piersma *et al.* 2005). Un inicio puntual de la migración puede permitir una adecuada sincronización con la oferta ambiental en las zonas de parada en ruta, o bien, una llegada temprana y, por lo tanto, más ventajosa, a los territorios de invernada (Alerstam y Högstedt 1982). Sin embargo, esta circunstancia también supone una aceleración de la muda que, en vista de los resultados, tiene el inconveniente de dar lugar a plumas de estructura más simple y menor masa. Este conflicto plantea la existencia de mecanismos que neutralicen o minimicen las consecuencias de una muda rápida sobre la calidad de las plumas.

Los cambios en la fenología de la muda, que se han producido en algunas especies migratorias transaharianas (Jenni y Winkler 1994), se han interpretado como una estrategia para reducir los costes sobre el plumaje de una muda rápida durante el verano (Svensson y Hedenström 1999, Hall y Fransson 2000). Sin embargo, no se ha analizado formalmente si estos cambios fenológicos reducen realmente las limitaciones temporales sobre la muda, permitiendo la obtención de plumajes de mayor calidad. El Capítulo 4 mostró que las especies migratorias transaharianas que mantienen el patrón de muda de verano, tienen una duración de la muda más corta que las especies que han adoptado la muda invernal (Capítulo 4, Fig. 2A). Asimismo, este patrón se correlacionó con una mayor calidad (mayor masa) de las plumas en las especies que mudan en invierno respecto a las que lo hacen en verano (Capítulo 4, Fig. 2B), apuntando a la existencia de un compromiso entre la velocidad de la muda y la calidad de las plumas mediado por la fenología de la muda. Así, las fuertes presiones que sufren las aves

migratorias durante la muda de verano parecen resolverse, en algunas especies migratorias transaharianas, trasladando el proceso de muda al periodo invernal, lo que permite mudar más lentamente e invertir más material en la estructura de las plumas.

Este mismo patrón fue observado para el mosquitero musical, para el que la diferente duración de su muda de verano e invierno (diferencias también detectadas en el Capítulo 2 a través del uso de la ptilo cronología sobre las mismas plumas empleadas en el Capítulo 4; véase Capítulo 2, Fig. 3), se asoció a diferencias en la masa de las plumas (Capítulo 4, Fig.3). Así, su muda rápida de verano implica la obtención de plumas más ligeras con relación a la muda lenta de invierno, un resultado que había sido sugerido anteriormente por Underhill y colaboradores (1992). La confirmación de este hecho puede contribuir a entender la aparición de la muda bianual en esta especie, ya que demuestra que las presiones temporales que experimentan estas aves durante el verano (Hedenström *et al.* 1995) tienen consecuencias en la estructura de las plumas. De acuerdo con estos resultados, podría sugerirse que la muda invernal haya surgido como un mecanismo de reparación de un plumaje estival de baja calidad (Underhill *et al.* 1992, Pap *et al.* 2007).

Otras respuestas de la muda frente a la migración

Los cambios fenológicos de la muda sólo son posibles si existen picos de productividad en otros momentos del ciclo anual de las aves. Por este motivo, la muda invernal sólo habría surgido en algunas especies migratorias transaharianas que pueden encontrar condiciones favorables en los territorios que ocupan durante el invierno (Moreau 1972, Barta *et al.* 2008). Sin embargo, la mitad de los migrantes transaharianos y todas las especies migratorias de corta o media distancia han mantenido la muda ancestral de verano. Por tanto, es previsible que hayan desarrollado otro tipo de mecanismos que, aunque menos evidentes, les permitan afrontar las limitaciones que sufren durante su muda estival a causa de la migración.

Un plumaje en buen estado es importante para cualquier ave, pero lo es aún más si cabe para un ave migratoria que depende de él para desplazarse de una forma eficiente entre sus territorios de cría e invernada (Sillet y Holmes 2002). Según lo observado en el Capítulo 3, las limitaciones temporales y fisiológicas que supone la migración dan lugar a plumas rectrices más ligeras y, por lo tanto, de menor complejidad estructural en la curruca capirota. Sin embargo, al ampliar el análisis a

las plumas primarias, que poseen una relevancia funcional mayor en el vuelo de las aves, se observó que las diferencias se vuelven a repetir en las rectrices (Capítulo 5, Fig. 1A), pero no se reproducen en las primarias, donde curruccas capirotaadas migratorias y sedentarias muestran medias similares en su masa (Capítulo 5, Fig. 1B). Nuevamente, un análisis al nivel individual de los datos mostró que a igualdad de recursos disponibles para las plumas, las curruccas capirotaadas migratorias invirtieron más en las plumas primarias (Capítulo 5, Fig. 2 y 3A), que son esenciales para la ejecución de vuelos sostenidos de larga duración (Jovani y Blas 2004, Serrano y Jovani 2005). Mientras, las curruccas capirotaadas sedentarias asignaron relativamente más recursos a las plumas de la cola (Capítulo 5, Fig. 2 y 3B).

A pesar de la importancia de las plumas en la biología de las aves (Ginn y Melville 1983), pocos estudios han analizado la contribución de las características estructurales de las plumas a su funcionalidad. Las diferencias en algunos de estos rasgos (por ejemplo, la anchura del raquis) parecen determinar las propiedades mecánicas y la resistencia al desgaste de las plumas (Corning y Biewener 1998, Dawson *et al.* 2000, Tubaro 2003). En el Capítulo 6 se corroboró la existencia de una correlación positiva entre la estructura de las plumas y sus propiedades mecánicas en la curruca capirotaada. Así, como era esperable, las plumas más pesadas y con raquis más anchos mostraron mayor resistencia a la flexión que las plumas más ligeras y de raquis estrechos (Capítulo 6, Tabla 2). Lo llamativo de los resultados fue que, una vez controlados los efectos de estos rasgos estructurales, las curruccas capirotaadas migratorias tuvieron mejores propiedades mecánicas que las sedentarias. Por lo tanto, a una inversión similar de material en las plumas, los individuos migratorios, que tienen unos mayores requerimientos mecánicos que los sedentarios debido a la realización de un exigente viaje migratorio, sintetizan plumas de vuelo de mayor calidad. En consecuencia, las variaciones observadas en la estructura de las plumas entre poblaciones migratorias y sedentarias de curruca capirotaada (Capítulo 3 y 5), no parecen implicar un coste sobre el comportamiento mecánico de las plumas de vuelo, como sugerían las aproximaciones experimentales (Dawson *et al.* 2000). Lo que no ha sido posible explicar es cómo obtienen esa mayor calidad sin necesidad de invertir más recursos en las plumas, ya que las propiedades de la queratina de las plumas se consideran similares entre y dentro de especies (Bonser y Purslow 1995, Bonser 1996). En cualquier caso, esta parece una solución adecuada en aves migratorias, ya que se les

supone una fuerte limitación de recursos materiales durante la muda con relación a las sedentarias

La asignación diferencial de recursos en tre tratos del plumaje durante la muda (Capítulo 5) y la capacidad de producir plumas de mejor calidad a igualdad de inversión en material (Capítulo 6), son dos mecanismos que explican cómo las aves migratorias que mudan en verano pueden afrontar las limitaciones que sufren durante la ejecución de este proceso. Por lo tanto, los resultados de esta Tesis sugieren la existencia de una serie compleja de ajustes de la muda que permiten a las aves migratorias realizar sus desplazamientos evitando o minimizando los perjuicios de una muda rápida sobre la funcionalidad de las plumas. Estos mecanismos, posiblemente adaptativos, pueden estar generalizados en las aves y haber evolucionado de forma integrada junto a otros rasgos en respuesta a las presiones de la migración, formando parte del grupo de adaptaciones que constituyen el síndrome migratorio.

CONCLUSIONES

1. La migración se asocia con una menor duración de la muda en especies y poblaciones de aves passeriformes que reemplazan todo su plumaje durante el verano, lo que apoya la limitación temporal que supone la migración sobre la muda postreproductiva.
2. La aceleración de la tasa de crecimiento de las plumas por efecto de la migración se asocia, en las curruacas capirotadas, con la obtención de plumas de menor masa. Esto apoya la existencia de limitaciones fisiológicas durante el desarrollo del plumaje de las aves migratorias que afectan a la estructura y masa de las plumas.
3. Las especies migratorias transaharianas que mudan en invierno tienen mudas más prolongadas y obtienen plumas más pesadas que las especies migratorias transaharianas que mudan en verano. Asimismo, las plumas producidas durante la muda de verano del mosquitero musical también muestran tasas de crecimiento más rápidas y masas más ligeras que las producidas durante el invierno. Estos patrones apoyan la importancia de las limitaciones temporales y fisiológicas de la migración en la evolución de las estrategias de muda en passeriformes, y sugieren la aparición de la muda invernal en especies que no pueden obtener plumas estructuralmente adecuadas durante el verano.

4. Las currucas capilotadas migratorias no muestran plumas más ligeras respecto a las sedentarias en todo su plumaje. En cambio, estas diferencias no se manifiestan en trectos del plumaje que tienen una gran relevancia funcional en el vuelo (como en las plumas primarias), lo que parece conseguirse a través de una mayor inversión de recursos en estos trectos con relación a otros que tienen menor importancia aerodinámica.
5. Las diferencias en la masa y características estructurales de las plumas entre currucas capilotadas migratorias y sedentarias no explican, por sí solas, la variación en las propiedades mecánicas de las plumas (i.e. resistencia a la flexión). Esta circunstancia sugiere la existencia de mecanismos adicionales en las aves migratorias que permiten producir plumas de mejor calidad sin necesidad de aumentar la inversión de material.
6. La ptilocronología aplicada sobre plumas de la cola permite obtener una medida de su tasa de crecimiento que se correlaciona con la duración de la muda, pudiendo emplearse para explorar diferencias en la velocidad de la muda.

CAPÍTULO 1

UN ESTUDIO COMPARATIVO DEL COMPORTAMIENTO MIGRATORIO Y LA MASA CORPORAL COMO DETERMINANTES DE LA DURACIÓN DE LA MUDA EN PASERIFORMES

DE LA HERA, I., DÍAZ, J.A., PÉREZ-TRIS, J. & TELLERÍA, J.L. A comparative study of migratory behaviour and body mass as determinants of moult duration in passerines. *Journal of Avian Biology*, in press.

UN ESTUDIO COMPARATIVO DEL COMPORTAMIENTO MIGRATORIO Y LA MASA CORPORAL COMO DETERMINANTES DE LA DURACIÓN DE LA MUDA EN PASERIFORMES

RESUMEN

La muda es un proceso esencial en la vida de las aves que permite mantener la funcionalidad del plumaje a lo largo del tiempo. Sin embargo, los factores que determinan su duración han sido poco estudiados. En passeriformes, la variación entre especies en la duración de la muda puede ser atribuida a diferencias en el comportamiento migratorio (ya que las aves migratorias tienen menos tiempo disponible tras la reproducción para llevar a cabo la muda) y/o a variaciones en la masa corporal (ya que los costes aerodinámicos relacionados con la muda aumentan de forma alométrica con el tamaño corporal). Asimismo, si se considera que las especies migratorias pueden seleccionar un menor tamaño corporal para aumentar la eficiencia energética de sus vuelos migratorios, los efectos sobre la muda del comportamiento migratorio y la masa corporal podrían estar confundidos. Para evaluar la contribución de estos dos factores a la duración de la muda, se realizó un estudio comparativo que consideró la duración de la muda y la masa corporal de 48 especies de passeriformes clasificadas en tres grupos de acuerdo a su comportamiento migratorio (sedentarios, migrantes presaharianos y migrantes transaharianos). Las especies más ligeras y más migratorias mudaron más rápidamente que las más pesadas y sedentarias, pero las especies migratorias no tuvieron menores masas que las sedentarias, especialmente tras controlar por los efectos filogenéticos. De esta forma, tanto la migración como la masa corporal resultaron importantes determinantes de la duración de la muda en passeriformes. Como sugieren algunos experimentos, esta aceleración de la muda en las especies migratorias podría reducir la calidad del plumaje obtenido comprometiendo la eficiencia de los vuelos migratorios, lo que podría explicar los cambios en la fisiología o fenología de la muda como mecanismos de compensación de dichos costes.

INTRODUCCIÓN

La muda es un proceso esencial para mantener la funcionalidad del plumaje de las aves a lo largo del tiempo (Jenni y Winkler 1994). En el Paleártico, la mayoría de los paseriformes realiza la muda completa de su plumaje una vez al año después de la reproducción (muda postreproductiva de verano; Ginn y Melville 1983). La duración de esta muda difiere ampliamente entre especies (desde 28 a 182 días; Jenni y Winkler 1994), pero los factores que determinan dicha variación han sido poco estudiados (Kjellén 1994). Sin embargo, el conocimiento de los factores que contribuyen a explicarla resulta relevante, ya que la duración de la muda puede afectar a la estructura y funcionalidad de las plumas (Dawson *et al.* 2000, Hall y Fransson 2000, Serra *et al.* 2007).

El comportamiento migratorio y la masa corporal se han sugerido como dos determinantes principales de la variación entre especies en la duración de la muda. La migración es una actividad que modela muchos rasgos de la biología de las aves, ya que puede ocupar mucho tiempo en el ciclo anual y exige una gran cantidad de energía (Alerstam 1990, Berthold *et al.* 2003). Por este motivo, la migración no se suele solapar con otras actividades costosas, como la reproducción y la muda (Jenni y Winkler 1994). En consecuencia, la migración limita el tiempo disponible para la muda, lo que conduciría a un acortamiento de su duración en las aves migratorias con relación a las sedentarias (Kjellén 1994, Piersma *et al.* 2005). Por otro lado, las aves más grandes parecen invertir más tiempo en el proceso de muda que las aves pequeñas. Este patrón puede deberse a un incremento alométrico de los costes aerodinámicos de la muda con el aumento de la masa corporal (Jenni y Winkler 1994). El reemplazo de las plumas rémiges reduce la superficie del ala afectando a la ejecución del vuelo (Williams y Swaddle 2003). Dicha discontinuidad de la superficie del ala (o hueco del ala) está correlacionada con la velocidad de la muda. Así, los huecos alares más grandes reflejan mudas más rápidas (Bensch y Grahm 1993). Curiosamente, las especies con mayores masas corporales sufrirían mayores costes de vuelo que las especies ligeras a un hueco del ala equivalente (Jenni y Winkler 1994, Carrascal y Polo 2006), lo que les forzaría a mudar más lentamente. Sin embargo, hasta ahora ningún estudio ha evaluado conjuntamente los efectos del comportamiento migratorio y la masa corporal sobre la duración de la muda. Además, considerando que la masa corporal puede afectar negativamente a la eficiencia de los vuelos migratorios (Hedenström y Alerstam 1998,

Bowlin y Wikelski 2008), la selección natural podía haber favorecido una reducción de la masa corporal de los migrantes. En tal caso, los efectos del comportamiento migratorio y la masa corporal podían estar confundidos, siendo difícil reconocer si existe una contribución independiente de cada factor a la duración de la muda.

Con la intención de aclarar estas cuestiones, se realizó un análisis comparativo con 48 especies de aves passeriformes para las que se obtuvieron datos bibliográficos sobre su duración de la muda, comportamiento migratorio y masa corporal (Ginn y Melville 1983, Dunning 1993, Wernham *et al.* 2002). A partir de estos datos, se aplicaron métodos filogenéticos y no-filogenéticos para evaluar el efecto de la migración sobre la masa corporal, y la contribución del comportamiento migratorio (diferenciando tres categorías: sedentarios, migrantes presaharianos y migrantes transaharianos) y la masa corporal a la duración de la muda.

MATERIAL Y MÉTODOS

Todos los datos utilizados en este estudio fueron obtenidos de la bibliografía. La duración de la muda para cada especie se asignó a partir de estimaciones del número medio de días que un individuo necesita para reemplazar todas sus plumas de vuelo primarias durante una muda completa. Esta estima de la duración total de la muda resulta fiable porque el proceso de muda en passeriformes empieza generalmente con la pérdida de la pluma primaria más interna, y termina cuando la primaria más externa está totalmente crecida (Jenni y Winkler 1994). La duración de la muda fue obtenida a partir de Ginn y Melville (1983). Cuando en esta referencia, la duración de la muda se mostraba como un rango, y no como un valor único, se seleccionó la mediana de dicho rango en los análisis. Sólo se consideraron datos que cumplieron las dos siguientes condiciones: (1) que la información sobre la duración de la muda hubiera sido estimada por medio de una metodología estandarizada (a través de la regresión de las fechas de captura sobre los valores de progresión de la muda; véase Ginn y Melville 1983) que sólo considere datos de campo de poblaciones británicas; y, (2) que fueran datos de especies que llevan a cabo una muda completa postreproductiva, es decir, especies que mudan en verano (Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994). Por lo tanto, las especies que mudan en los territorios de invernada tras la migración postnupcial (muda invernal) fueron excluidas de los análisis, ya que no parecen afrontar restricciones temporales

equivalentes, con relación a la migración, que las que mudan en verano. Para el caso particular del mosquitero musical *Phylloscopus trochilus*, que efectúa dos mudas completas anuales, se empleó la información de su muda de verano, pero no los datos de su muda invernal en África.

En especies migratorias parciales, el comportamiento migratorio varía geográficamente en el Paleártico. Para hacer el estudio más consistente, y dado que las estimas de duración de la muda fueron obtenidas para poblaciones británicas, se establecieron los patrones de migración de cada especie siguiendo a Wernham y colaboradores (2002). Esta referencia clasifica el comportamiento migratorio de las aves británicas de acuerdo a datos de anillamiento. En base a esta información se establecieron tres categorías en función de la intensidad del comportamiento migratorio: (1) aves sedentarias, que no realizan desplazamientos migratorios; (2) migrantes presaharianos, cuyos desplazamientos se producen dentro del Paleártico sin alcanzar áreas situadas al sur de la Cuenca Mediterránea.; y, (3) migrantes transaharianos, que cruzan el desierto del Sahara para invernar en el África intertropical. Los datos de masa corporal para cada especie se obtuvieron a partir de Dunning (1993). Para cumplir los requisitos de normalidad en los análisis estadísticos, las variables continuas (i.e. masa corporal y duración de la muda) fueron transformadas utilizando la conversión logarítmica.

En el estudio, también se considero el hecho de que las especies son parte de una filogenia estructurada jerárquicamente y que, por lo tanto, no pueden ser consideradas como unidades estadísticamente independientes (Felsenstein 1985). Para afrontar este problema de falta de independencia se empleó el método comparativo. En concreto se utilizaron los análisis de la (co)varianza filogenéticos diseñados por Garland y colaboradores (1993). Estos autores proponen el uso de modelos de simulación por ordenador de la evolución de los rasgos estudiados a través de una filogenia conocida. De esta forma, es posible obtener distribuciones nulas de los estadísticos F para los análisis de la (co)varianza. Asimismo, aunque varios autores han mostrado que los resultados de los análisis filogenéticos y no filogenéticos son similares (por ejemplo, Price 1997), también se mostraron los valores del estadístico F de los análisis estadísticos convencionales, ya que son necesarios para calcular las significaciones de los análisis corregidos por la filogenia (a través del conteo del número de estadísticos F de las simulaciones que exceden el valor crítico de $\alpha = 0.05$).

Para calcular el estadístico F y los niveles de significación no-filogenéticos se empleó el programa STATISTICA (Statsoft 2002). En primer lugar se llevó a cabo un análisis de la covarianza (ANCOVA) que comparó la duración de la muda entre grupos de especies que difieren en su comportamiento migratorio, y controlando por los efectos de la masa corporal. En segundo lugar, se evaluó si la masa corporal está afectada por diferencias en el comportamiento migratorio. Para el análisis filogenético, se emplearon los programas del módulo PDAP (*Phenotypic Diversity Analysis Programs*; Garland *et al.* 1993). La filogenia utilizada en este estudio (Fig. 1) se basó en un árbol previamente publicado (Figuerola y Jovani 2001) que fue modificado usando información posterior para determinados grupos (i.e. Grapputo *et al.* [2001] para Emberizidae, Gill *et al.* [2005] para Paridae, y De Kort y Clayton [2006] para Corvidae). Cuando la información sobre las relaciones filogenéticas no estaba disponible o era confusa, se establecieron politomías (por ejemplo, género *Turdus*; Pan *et al.* 2007). Debido a las incertidumbres sobre las longitudes de las ramas (Felsenstein 1985, Martins y Garland 1991), todas las longitudes se igualaron, lo que implica asumir un modelo de cambio evolutivo especiacional (Rohlf *et al.* 1990).

El programa PDSIMUL de PDAP se empleó para obtener 1000 simulaciones de los valores de los rasgos en los extremos de las ramas. Estos valores se utilizaron con PDANOVA para crear distribuciones nulas de los valores del estadístico F (Garland *et al.* 1993). Para las simulaciones, la evolución de la masa corporal se limitó entre la masa del ave viva menos pesada *Mellisuga helenae* (límite inferior = 2 g; Dunning 1993), y una medida arbitraria (límite superior = 1500 g) que excedió la masa del passeriforme más pesado del Paleártico (Cuervo *Corvus corax*, 1200 g). Por otro lado, la duración de la muda se limitó entre la duración de la muda más corta registrada en aves (escribano nival *Plectrophenax nivalis*, límite inferior = 28 días) y la muda más larga registrada en passeriformes (límite superior = 182 días; Jenni y Winkler 1994). Los valores de los rasgos simulados fueron mantenidos dentro de los límites especificados usando la opción *REPLACE* de PDSIMUL. Las medias entre especies de los valores reales se utilizaron como valores de inicio en las simulaciones, y como las medias esperadas para los valores finales de las ramas. Asimismo, las varianzas esperadas de los valores de los extremos de las ramas fueron igualados a las varianzas de los valores reales. Las correlaciones entre los cambios simulados para los rasgos se estableció como cero. Asimismo, ya que en nuestra filogenia todas las ramas son iguales, nuestros

análisis asumen un modelo de cambio evolutivo especiacional (*Speciational Brownian motion*).

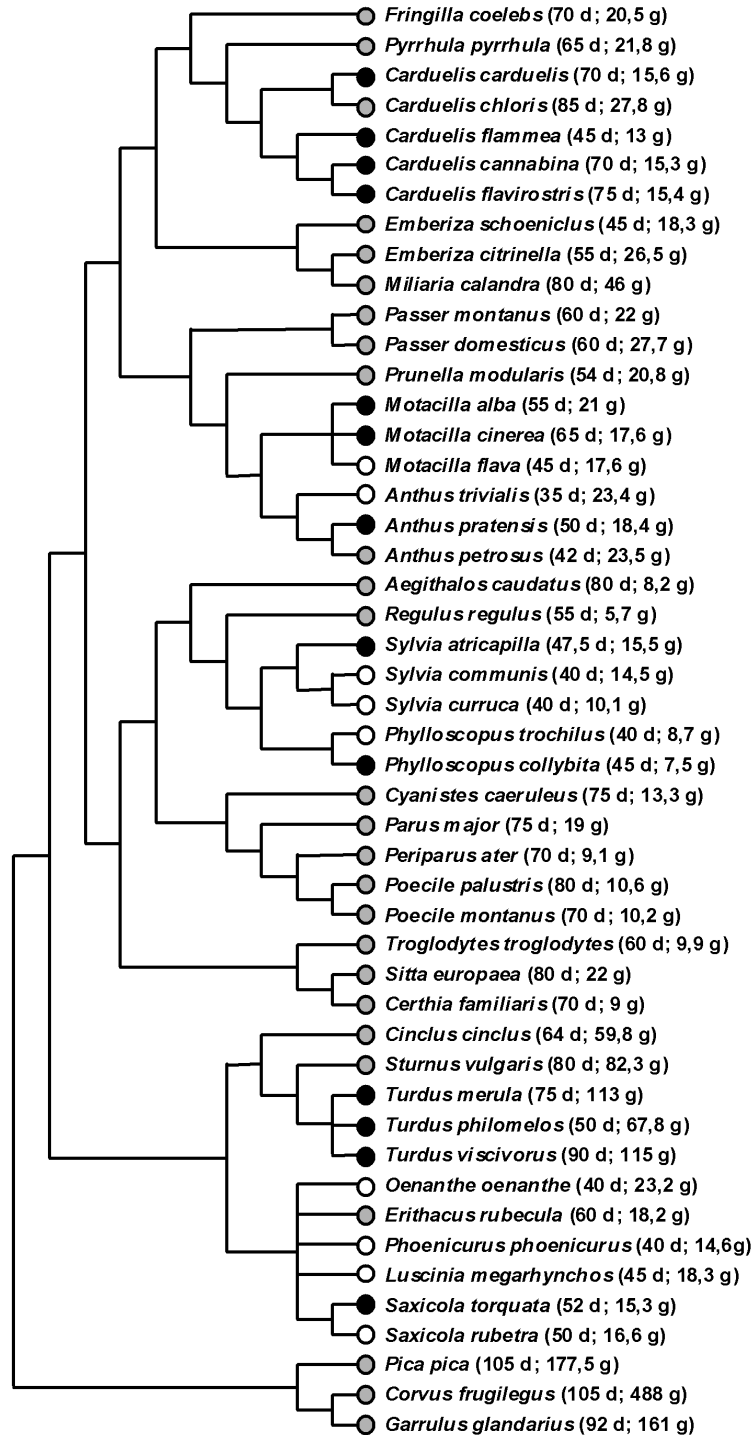


Figura 1. Relaciones filogenéticas entre las 48 especies de passeriformes incluidas en el estudio. Los círculos grises, negros y blancos representan, respectivamente, las especies de aves que son sedentarias, migrantes presaharianas y migrantes transaharianas. La duración de la muda (en días) y la masa corporal (en gramos) para cada especie se muestran entre paréntesis.

RESULTADOS

Tanto la masa corporal como el comportamiento migratorio tuvieron un efecto significativo sobre la duración de la muda. Las especies grandes mudaron su plumaje más lentamente que las especies pequeñas (masa corporal: $F_{1,44} = 15,71$; $P < 0,001$ tanto en el ANCOVA filogenético como en el no filogenético; Fig. 2). Tras controlar los efectos de la masa corporal, la duración de la muda se redujo a medida que la intensidad del comportamiento migratorio aumenta (migración: $F_{2,44} = 19,53$; $P < 0,001$ tanto en el ANCOVA filogenético como en el no filogenético; Fig. 3). Este hecho indica que, a mayor distancia de migración, la duración de la muda se hace más corta. El efecto de la masa corporal sobre la duración de la muda no difirió entre grupos (test de homogeneidad de pendientes: $F_{2,42} = 0,28$; ANCOVA no filogenético: $P = 0,757$; ANCOVA filogenético: $P = 0,846$). Por otro lado, la masa corporal no varió significativamente entre grupos de especies con diferente comportamiento migratorio, especialmente en el análisis filogenético ($F_{2,45} = 0,95$; ANOVA no filogenético: $P = 0,396$; ANOVA filogenético: $P = 0,589$).

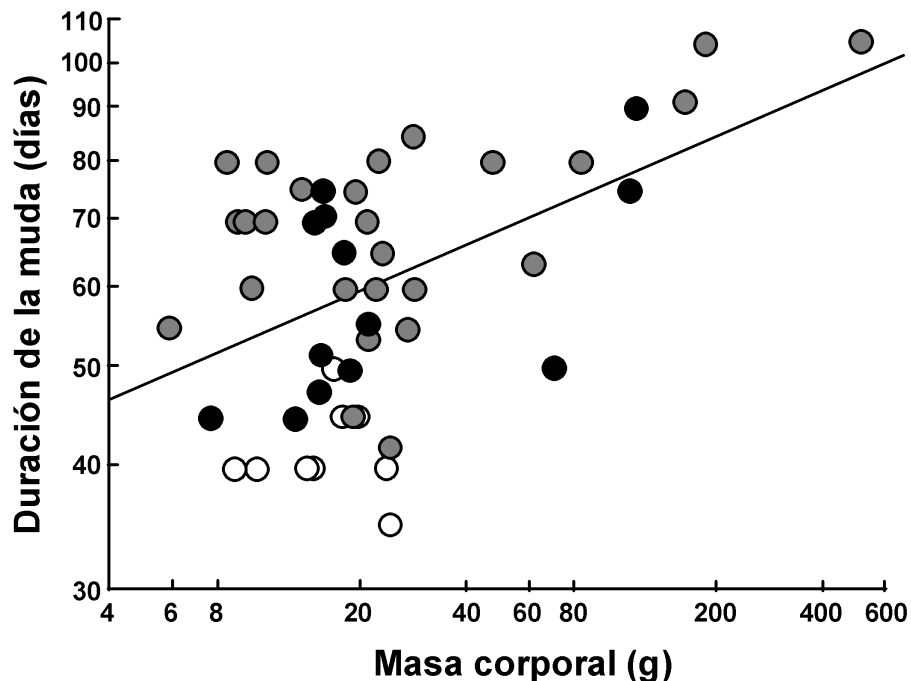


Figura 2. Variación de la duración de la muda con relación a la masa corporal para las 48 especies de aves incluidas en el estudio. Los círculos grises, negros y blancos representan, respectivamente, las especies de aves que son sedentarias, migrantes presaharianas y migrantes transaharianas.

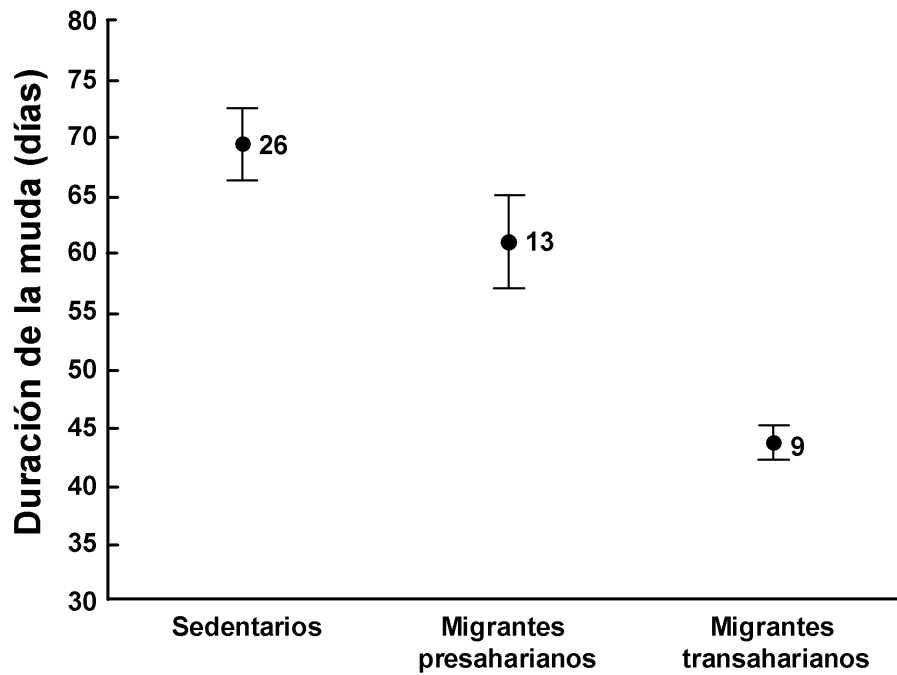


Figura 3. Variación en la duración de la muda entre especies que difieren en su comportamiento migratorio. Los gráficos muestran las medias ajustadas (tras controlar el efecto de la masa corporal), los errores estándar y los tamaños muestrales.

DISCUSIÓN

Aunque tanto el comportamiento migratorio como la masa corporal han sido sugeridos como los principales factores que contribuyen a las diferencias entre especies en la duración de la muda (Jenni y Winkler 1994), este trabajo es el primero que ha analizado rigurosamente sus efectos usando procedimientos estadísticos que tienen en cuenta las relaciones filogenéticas entre las especies estudiadas (Felsenstein 1985, Harvey y Pagel 1991, Garland *et al.* 1993). Además, ya que nuestro estudio evaluó los efectos de estas dos variables sobre la duración de la muda en un único modelo lineal, se pudo confirmar que, tanto el comportamiento migratorio como la masa corporal, tienen efectos independientes sobre las diferencias en la duración de la muda. Así, el porcentaje de varianza explicada en el modelo que incluyó ambas variables ($R^2 = 0,60$) fue considerablemente mayor que la contribución individual de cada uno de ellas ($R^2 = 0,46$ y $0,25$ para el comportamiento migratorio y la masa corporal respectivamente). Por otro lado, la reducción en la masa corporal que, hipotéticamente, induce la migración (Hedenström y Alerstam 1998), no se vio apoyada por nuestros datos. Así, el

comportamiento migratorio no explicó la variación entre especies en la masa corporal ($R^2 = 0,04$).

Puesto que grupos de especies emparentados mostrarían menos variación en los variables estudiadas (por ejemplo, todos los córvidos son grandes, sedentarios y tienen mudas lentas; mientras los sílvicos son pequeños, migrantes y poseen mudas rápidas; véase Fig. 1), el uso de métodos estadísticos convencionales puede llevar a pseudorreplicación filogenética y a una sobreestima del número de grados de libertad (Felsenstein 1985, Harvey y Pagel 1991). Para evitar este problema, se reanalizaron los datos dentro de una hipótesis filogenética explícita usando los programas de análisis y simulación propuestos por Garland y colaboradores (1993). Esta circunstancia proporcionó tasas aceptables del error de tipo I. Sin embargo, aunque los resultados obtenidos usando estos métodos comparativos proporcionaron valores de P algo mayores que los obtenidos con la estadística convencional, no difirieron cualitativamente de los encontrados usando aproximaciones no filogenéticas. Dicha similitud confirma que los resultados obtenidos por medio de análisis filogenéticos y no filogenéticos suelen ser similares. Esta coincidencia entre aproximaciones se produce, especialmente, cuando los datos son razonablemente diversos y muestran un efecto suficientemente grande (Weathers y Siegel 1995, Ricklefs y Starck 1996), como fue el caso de las variables estudiadas en este trabajo.

Nuestros resultados apoyan la predicción de que las especies de pequeño tamaño y con mayores distancias de migración mudan más rápidamente que las especies sedentarias de gran tamaño. Así, las aves grandes extendieron la duración de la muda con relación a las aves pequeñas. Esta duración de la muda más prolongada en las aves grandes reduciría los costes aerodinámicos de la muda (Carrascal y Polo 2006) y el riesgo de ser depredado (Jenni y Winkler 1994, Williams y Swaddle 2003). Tras controlar los efectos de la masa corporal, una variable que explica gran parte de la variación en muchos rasgos (Bennett y Owens 2002), nuestros resultados mostraron que las especies migratorias redujeron la duración de la muda con relación a las sedentarias. Esta reducción ha sido principalmente atribuida a un inicio temprano de los movimientos migratorios, aunque el periodo de tiempo disponible para la muda entre la reproducción y la migración podría también variar en respuesta a características de la biología reproductiva de las especies (por ejemplo, momento de la reproducción, número de puestas, inversión en cuidado parental; Jenni y Winkler 1994). Dicho inicio temprano de la migración podría permitir una adecuada sincronización del viaje

migratorio con la oferta ambiental en las zonas de descanso, o la ocupación de los mejores territorios en los cuarteles de invernada (Alerstam y Högstedt 1982, Marra *et al.* 1998). Sin embargo, la contribución de otros rasgos vitales, como la reproducción, a las limitaciones temporales de la muda es todavía poco conocida, aunque también podría variar de acuerdo a diferencias en el comportamiento migratorio de las especies.

Una cuestión que queda por aclarar es si la muda acelerada de las aves migratorias tiene consecuencias negativas sobre la calidad del plumaje. Varios estudios han revelado que un acortamiento de la duración de la muda tiene efectos sobre la funcionalidad de las plumas (Dawson *et al.* 2000, Hall y Fransson 2000, Serra *et al.* 2007). Por ello, la inclusión de la migración en el ciclo anual de las aves podría conducir a una reducción en la resistencia de las plumas al desgaste, o a un deterioro de las propiedades mecánicas de las plumas. Aunque estos efectos no han sido observados en poblaciones naturales (véase, en cambio, Serra 2001), estos perjuicios podrían ser particularmente importantes en las aves migratorias, ya que una calidad adecuada del plumaje sería esencial para afrontar los vuelos de larga duración (Sillet y Holmes 2002). Así, la migración podría afectar al compromiso entre duración de la muda y calidad del plumaje, lo que contribuiría a entender la evolución de las estrategias de muda en las aves. Sin embargo, esta cuestión ha recibido muy poca atención, pero ante los costes que puede acarrear la migración sobre la calidad de las plumas, las aves migratorias podrían haber desarrollado respuestas adaptativas para compensarlos. De hecho, esta interpretación ha sido sugerida para explicar la evolución de algunos rasgos, como la aparición de patrones temporales de muda alternativos a la muda postreproductiva de verano (por ejemplo, la muda invernada; Svensson y Hedenström 1999, Hall y Tullberg 2004).

CAPÍTULO 2

UTILIDAD DE LA PTILOCRONOLOGÍA COMO MÉTODO DE ESTUDIO DE LA DURACIÓN DE LA MUDA EN AVES

UTILIDAD DE LA PTILOCRONOLOGÍA COMO MÉTODO DE ESTUDIO DE LA DURACIÓN DE LA MUDA EN AVES

RESUMEN

La duración de la muda puede afectar a la funcionalidad del plumaje y a la organización del ciclo vital de las aves. Sin embargo, nuestro conocimiento sobre la duración de la muda en poblaciones naturales es escaso, principalmente porque es una variable difícil de medir en el campo. Dado que es razonable pensar que las aves que mudan más deprisa muestren mayores tasas de crecimiento de las plumas, el uso de las barras de crecimiento diarias de las plumas para calcular la tasa de crecimiento (una técnica conocida como ptilocronología) podría ser una herramienta útil para detectar diferencias en la velocidad de la muda. En este estudio se evaluó el uso de la ptilocronología en plumas adultas (plumas producidas durante un proceso de muda completa) para analizar diferencias en la duración de la muda. En primer lugar, se analizó si la duración de la muda de 22 especies de passeriformes se correlaciona con sus respectivas tasas de crecimiento de las plumas de la cola. En segundo lugar, se estudió si las plumas sintetizadas por el mosquitero musical *Phylloscopus trochilus* (una especie que tiene una estrategia de muda bianual) durante su muda estival (de corta duración), muestran tasas de crecimiento más rápidas que las plumas producidas durante su muda invernal (de larga duración). La ptilocronología se correlacionó con las diferencias en la duración de la muda tanto en la aproximación interespecífica como en la intraespecífica, pero su poder de predicción fue reducido, porque la duración de la muda depende también considerablemente del número de plumas en crecimiento simultáneo. Se discuten las implicaciones de estos resultados en relación con la evolución de la duración de la muda de las aves, y la utilidad de la ptilocronología como un método de estimación de dicho parámetro.

INTRODUCCIÓN

La muda es un proceso complejo en la vida de las aves que varía entre especies, poblaciones e individuos (Ginn y Melville 1983, Jenni y Winkler 1994). Algunos aspectos de la muda, como su extensión o fenología, son fáciles de identificar y medir en el campo, por lo que han sido empleados con finalidades prácticas (por ejemplo, en el datado de aves; Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994) y para estudiar los factores ecológicos que determinan su variación (Jenni y Winkler 1994, Svensson y Hedenström 1999, Figuerola y Jovani 2001, Hall y Tullberg 2004). Sin embargo, muchas cuestiones clave sobre la muda se refieren a variaciones en su duración (o velocidad; Jenni y Winkler 1994), que constituye un rasgo relevante ya que puede afectar a la estructura y funcionalidad de las plumas producidas, ocasionar interferencias con otros procesos del ciclo vital, como la reproducción o la migración (Dawson *et al.* 2000, Hall y Fransson 2000, Serra 2001, Dawson 2004, Serra *et al.* 2007). Varios autores han propuesto diferentes métodos para estimar la velocidad de la muda, que han contribuido a mejorar nuestro conocimiento de este parámetro en poblaciones naturales (Underhill y Zucchini 1988, Underhill *et al.* 1990, Bensch y Grahm 1993, Rothery y Newton 2002). Sin embargo, todos estos métodos están basados en el estudio de mudas activas, que normalmente exigen un intenso esfuerzo de muestreo en el campo, dificultando la obtención de un tamaño muestral suficiente para testar las hipótesis planteadas (Ginn y Melville 1983). Esto se debe a que la probabilidad de capturar aves durante su muda es baja, debido a la movilidad reducida de los individuos (Haukioja 1971) y a la concentración del proceso en un corto periodo de tiempo del ciclo anual, una circunstancia que puede reducir la potencia estadística de dichos estudios (Jenni y Winkler 1994).

La velocidad de la muda tiene dos fuentes principales de variación: la tasa de crecimiento de las plumas y el número de plumas que se mudan a la vez (Ginn y Melville 1983, Jenni y Winkler 1994). Existe cierta controversia acerca de cuál de estos componentes de variación es más importante. Algunos autores atribuyen la variación en la velocidad de la muda existente entre especies principalmente a diferencias en la intensidad de la muda (el número de plumas reemplazadas simultáneamente), asumiendo implícitamente que la intensidad de la muda es un rasgo evolutivamente más lábil que la tasa de crecimiento de las plumas. Sin embargo, estudios recientes han demostrado una enorme variación en la tasa de crecimiento de las plumas a nivel intraespecífico (Capítulo 3), lo que sugiere que la selección natural sobre

dicho rasgo también podría generar variación interespecífica en la duración de la muda. Sin embargo, la tasa de crecimiento individual de las plumas raramente se mide en estudios de muda (Jenni y Winkler 1994), a pesar de su potencial para identificar variación en la duración de la muda. Así, a diferencia de las fichas de muda (utilizadas para medir la progresión de la muda, y que requieren capturar a las aves durante su muda activa, preferiblemente en varias ocasiones), la tasa de crecimiento de las plumas puede medirse en cualquier momento aprovechando la existencia de las barras de crecimiento diarias (una técnica conocida como ptilocronología; Grubb 2006). De este modo, la ptilocronología podría ser empleada para estimar la velocidad de la muda en especies para las que ésta sea desconocida o difícil de obtener en estudios de campo, dado que las aves que mudan más rápido mostrarán mayores tasas de crecimiento de sus plumas que las aves que mudan más despacio (Bensch y Grahm 1993, Jenni y Winkler 1994). Sin embargo, la utilidad de la ptilocronología como método para estimar la velocidad de la muda depende de la forma y la intensidad con que el número de plumas en crecimiento simultáneo pueda interferir en la asociación existente entre la velocidad de la muda y la tasa de crecimiento de las plumas (Bensch y Grahm 1993, Jenni y Winkler 1994).

En este estudio, se emplearon dos escenarios diferentes, donde las variaciones en la duración de la muda son conocidas, para evaluar si la ptilocronología sirve para estudiar la variación en la velocidad de la muda entre y dentro de especies de aves. En primer lugar, se exploró si la duración de la muda de 22 especies de passeriformes se correlaciona con sus respectivas tasas de crecimiento de las plumas, es decir, si las especies que producen sus plumas más deprisa tardan menos en mudar. Y, en segundo lugar, se empleó la muda bianual del mosquitero musical *Phylloscopus trochilus* para evaluar si las plumas producidas durante su muda de verano (de corta duración) crecen más rápido que las plumas sintetizadas durante su muda de invierno (de mayor duración que la de verano; Ginn y Melville 1983, Underhill *et al.* 1992).

MATERIAL Y MÉTODOS

Aproximación interespecífica

Durante varios estudios de paseriformes forestales, se capturaron aves con redes japonesas en diferentes localidades de la Península Ibérica (véase, para más detalles, Tellería y Carbonell 1999) y en una zona húmeda del norte peninsular (Parque de Salburua, Álava). Puesto que las barras de crecimiento son más fácilmente visibles en las plumas de la cola, se extrajo una pluma rectriz quinta de cada individuo para medir su tasa de crecimiento. Además, ya que se estudió la duración de mudas completas, sólo se consideraron plumas que habían sido producidas en este tipo de muda (plumas adultas). Las plumas adultas se distinguieron de las juveniles (el primer conjunto de plumas verdaderas producidas por las aves) por su forma, consistencia y patrón de desgaste (Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994). De esta forma, se acumularon datos de duración de la muda y muestras de plumas de 22 especies de paseriformes (Tabla 1).

La duración de la muda de las 22 especies de paseriformes consideradas fue obtenida a partir de Ginn y Melville (1983), quienes aplicaron una metodología estandarizada sobre datos de muda de poblaciones británicas de aves (i.e. la regresión del día de captura sobre el valor de la progresión de la muda de primarias; véase Ginn y Melville 1983) para estimar el número de días que un individuo promedio de la especie en cuestión tarda en reemplazar todas sus plumas primarias durante su muda completa. La duración de la muda de primarias fue empleada como un sustituto de la duración total de la muda, ya que el proceso normal de muda completa en paseriformes comienza con la pérdida de la primera primaria y finaliza cuando la última primaria completa su crecimiento (Ginn y Melville 1983, Jenni y Winkler 1994).

Aunque las muestras de plumas y las estimas de duración de la muda provienen de diferentes poblaciones (las muestras de plumas fueron tomadas en la Península Ibérica durante la reproducción y los periodos de migración, mientras la duración de la muda está calculada para poblaciones británicas), consideramos que dicha circunstancia no afecta a los resultados de este estudio porque las diferencias entre especies son mayores que las diferencias dentro de especies (véase más abajo), lo que satisface un supuesto básico del método comparativo en biología evolutiva (Harvey y Pagel 1991).

En el laboratorio se midió la longitud de pluma sintetizada en 10 días (de aquí en adelante, tasa de crecimiento de las plumas) aprovechando el patrón natural de bandas

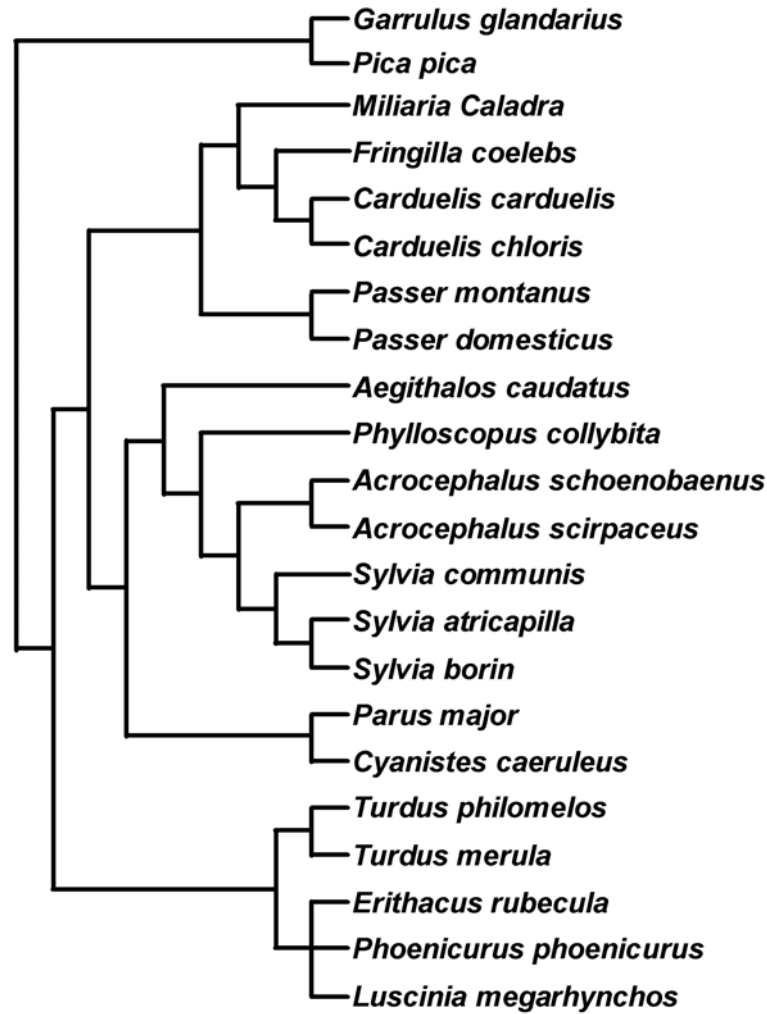


Figura 1. Relaciones filogenéticas entre las 22 especies de paseriformes incluidas en el análisis interespecífico.

claras y oscuras perpendicular al raquis que se produce con el desarrollo normal de la pluma. Las bandas oscuras son producidas durante el día y las claras durante la noche, de manera que cada par de bandas (lo que también se conoce como barra de crecimiento) corresponde a 24 horas de crecimiento de las plumas (Brodin 1993). Este patrón de bandas permite calcular directamente la tasa de crecimiento individual de las plumas. Para tomar esta medida y evitar sesgos interpersonales todas las plumas fueron medidas por la misma persona. Para ello, las plumas se colocaron sobre una cartulina negra y se marcó, empleando dos alfileres entomológicos, la longitud ocupada por 10 barras de crecimiento en el borde de ataque de la pluma. Las medidas fueron tomadas siempre en la misma parte de la pluma (10 barras centradas a aproximadamente dos tercios de la longitud total de la pluma desde su base, véase Grubb 2006). Tras quitar la pluma de la cartulina, la distancia entre los alfileres fue medida con un calibre digital

(Mitutoyo ® 500). Para controlar el posible efecto del tamaño de las plumas sobre la tasa de crecimiento, se midió la longitud total de cada pluma desde su base a su extremo distal empleando el mismo calibre.

Especies (Nombres científicos)	Duración de la muda		Tasa de crecimiento	
	(días)	N	(mm/10 días)	Longitud de las plumas (mm)
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (Asc)	65	9	23,75 ± 0,37	48,28 ± 0,63
<i>Acrocephalus scirpaceus</i> (Asi)	75	15	26,62 ± 0,25	54,91 ± 0,44
<i>Aegithalos caudatus</i> (Aca)	80	12	24,01 ± 0,47	58,36 ± 1,07
<i>Carduelis carduelis</i> (Cca)	70	1	26,91	51,22
<i>Carduelis chloris</i> (Cch)	85	6	27,32 ± 0,84	57,45 ± 1,58
<i>Erithacus rubecula</i> (Eru)	60	14	25,63 ± 0,28	61,98 ± 0,57
<i>Fringilla coelebs</i> (Fco)	70	5	34,17 ± 0,49	70,85 ± 0,78
<i>Garrulus glandarius</i> (Ggl)	92	1	54,41	148,86
<i>Luscinia megarhynchos</i> (Lme)	45	16	33,49 ± 0,53	69,42 ± 0,66
<i>Miliaria calandra</i> (Mca)	80	1	35,89	81,69
<i>Cyanistes caeruleus</i> (CYc)	75	12	24,32 ± 0,41	53,86 ± 0,58
<i>Parus major</i> (Pma)	75	12	29,94 ± 0,57	66,71 ± 0,75
<i>Passer domesticus</i> (Pdo)	60	2	31,72 ± 1,49	64,51 ± 1,86
<i>Passer montanus</i> (Pmo)	60	6	30,70 ± 0,47	57,68 ± 0,53
<i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Pph)	40	2	30,37 ± 1,37	62,38 ± 1,5
<i>Phylloscopus collybita</i> (Pco)	45	4	23,70 ± 1,2	49,29 ± 1,92
<i>Pica pica</i> (Ppi)	110	1	51,77	156,50
<i>Sylvia atricapilla</i> (Sat)	47.5	54	30,78 ± 0,3	63,95 ± 0,31
<i>Sylvia borin</i> (Sbo)	70	31	30,40 ± 0,28	59,04 ± 0,38
<i>Sylvia communis</i> (Sco)	40	5	33,47 ± 1,31	66,03 ± 1,11
<i>Turdus merula</i> (Tme)	75	18	46,01 ± 0,97	116,07 ± 1,37
<i>Turdus philomelos</i> (Tph)	50	2	40,74 ± 0,19	88,31 ± 1,85

Tabla 1. Duración de la muda y medidas de las plumas para las 22 especies de paseriformes (se muestran los nombres científicos y las abreviaturas empleadas en la Figura 2) analizadas en la aproximación interespecífica. Se muestran los tamaños de la muestra, las medias y los errores estándar de los rasgos de las plumas.

Para estimar la repetibilidad de los rasgos de las plumas dentro de especies, se llevó a cabo un análisis de componentes de la varianza con las 18 especies para las que se recogieron muestras de plumas de al menos dos individuos (Tabla 1). Dichos análisis revelaron valores altos y significativos del coeficiente de correlación intraclase para la tasa de crecimiento ($r_i = 0,89$; $F_{18,207} = 96,07$; $P < 0,001$) y la longitud de las plumas ($r_i =$

0,98; $F_{18,207} = 440,63$; $P < 0,001$), lo que sugiere que los rasgos de las plumas estimados a partir de un único individuo (una circunstancia que se produjo en cuatro especies; Tabla 1) son valores representativos de las especies. Se utilizó el valor medio de la tasa de crecimiento y de la longitud de las plumas para cada especie en los análisis estadísticos (Tabla 1). Todas las variables fueron transformadas logarítmicamente para cumplir los requerimientos de los análisis estadísticos.

Para analizar la relación entre duración de la muda y tasa de crecimiento se llevó a cabo una regresión múltiple con la duración de la muda como variable dependiente y la tasa de crecimiento y la longitud de la pluma como variables independientes. También se realizó el mismo análisis considerando las relaciones filogenéticas entre especies. Aunque se suelen obtener los mismos resultados en las aproximaciones filogenéticas y no filogenéticas (Price 1997), la aplicación del método comparativo evita los problemas asociados con el uso de especies como datos estadísticamente independientes (Garland *et al.* 1992). Además, en el trabajo se mostraron ambas aproximaciones ya que la obtención de resultados diferentes puede ser biológicamente relevante (Price 1997). Para el análisis filogenético, se emplearon los contrastes independientes de la filogenia propuestos por Felsenstein (1985). Se empleó el programa PDTREE (Garland *et al.* 1992) para calcular los contrastes sobre una filogenia (Fig. 1) que fue obtenida a partir de un árbol previamente publicado (Figueroa y Jovani 2001).

Para ilustrar la capacidad de la ptilocronología como método de estimación de la duración de la muda, se analizaron las diferencias en la duración de la muda entre especies migratorias y sedentarias. Un estudio previo con las especies revisadas por Ginn y Melville (1983) demostró que, entre las especies que mudan en el Paleártico inmediatamente después de la reproducción, las migratorias mudan más deprisa que las sedentarias, lo cual se explica por las presiones temporales que afectan a un proceso de muda situado entre la reproducción y la migración (Capítulo 1). Así, si la ptilocronología sirve para estimar la duración de la muda de las aves, es previsible encontrar el mismo efecto de la migración sobre la duración de la muda utilizando (1) las duraciones de la muda predichas por un modelo basado en la ptilocronología y (2) la ptilocronología misma como variable dependiente. Dado que estos efectos han sido evaluados en un contexto filogenético explícito en otro trabajo (Capítulo 1), y se han realizado sólo a efectos de comparación entre tipos de datos, en este trabajo sólo se muestran los resultados obtenidos en los ANOVAs convencionales.

La muda bianual del mosquitero musical

El mosquitero musical es la única especie del Paleártico que lleva a cabo dos mudas completas al año (muda bianual; Cramp 1992). Una de ellas tiene lugar en los territorios europeos tras la reproducción, y la otra en los cuarteles de invernada tras la migración otoñal y antes de la migración primaveral. Varios estudios han demostrado que la muda de verano es mucho más corta (una duración media de 40 días) que la muda de invierno (70 días; Ginn y Melville 1983, Underhill *et al.* 1992), lo que proporciona un escenario adecuado para evaluar la utilidad de la ptilocronología como estimador de la velocidad de la muda dentro de la misma especie.

Se tomaron muestras de plumas de la cola de 46 mosquiteros musicales de la subespecie *P. t. trochilus*. Las aves fueron capturadas durante los periodos de migración en la Península Ibérica (Agosto y Septiembre de 2006, y marzo de 2007), y durante la reproducción en el sur de Suecia (Mayo de 2002 y 2007). De estas 46 muestras, 19 correspondieron a la muda completa de verano, y 27 a la muda invernal. En el laboratorio se calculó la tasa de crecimiento y la longitud de las plumas siguiendo los mismos procedimientos descritos más arriba. La tasa de crecimiento fue calculada en dos ocasiones independientes para todos los individuos para estimar la repetibilidad de la medida de la tasa de crecimiento de las plumas, que fue muy alta y significativa ($r_i = 0.91$, $F_{45,46} = 20,56$; $P < 0,001$). Se empleó el valor medio de ambas medidas para evaluar las diferencias en la tasa de crecimiento entre mudas. Para ello, se llevó a cabo un análisis de la covarianza (ANCOVA), incluyendo la tasa de crecimiento como variable dependiente, la muda como factor, y la longitud de la pluma como covariable.

RESULTADOS

Controlando el efecto de la longitud de la pluma ($F_{1,19} = 8,48$; $P = 0,009$; $\beta = 1,816$), la tasa de crecimiento de las plumas se correlacionó negativamente con la duración de la muda ($F_{1,19} = 5,44$; $P = 0,031$; $\beta = -1,454$) en la regresión múltiple convencional (Fig. 2). Por otro lado, el análisis de los contrastes independientes de la filogenia mostró resultados similares (tasa de crecimiento: $F_{1,19} = 7,97$; $P = 0,011$; $\beta = -1,163$; longitud de la pluma: $F_{1,19} = 10,93$; $P = 0,004$; $\beta = 1,336$). Así, la aceleración de la tasa de crecimiento de las plumas de la cola se asoció con una menor duración de la muda. El

mismo patrón se encontró, a nivel intraespecífico, para el mosquitero más usual: tras controlar por el efecto de la longitud de la pluma ($F_{1,43} = 51,92$; $P < 0,001$; $\beta = 0,788$), las plumas sintetizadas durante la muda de verano (rápida) mostraron tasas de crecimiento más rápidas que las plumas producidas durante la muda invernal (lenta) en esta especie ($F_{1,43} = 6,94$; $P = 0,012$; Fig. 3).

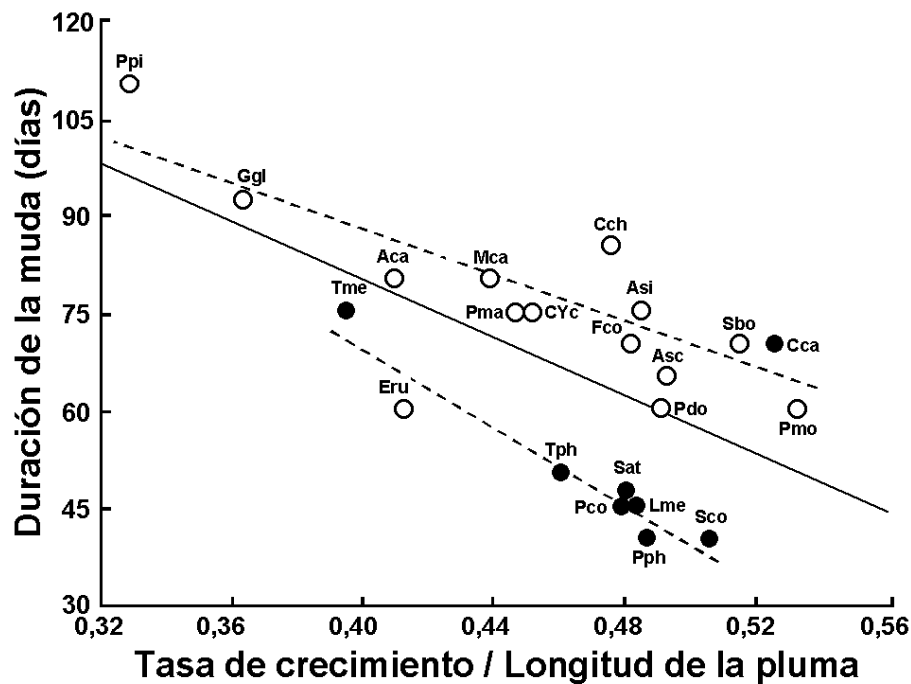


Figura 2. Relación entre la duración de la muda y el cociente entre la tasa de crecimiento y la longitud de la pluma para las 22 especies consideradas en el estudio interespecífico. Los puntos negros representan especies migratorias con mudas estivales (con presiones temporales durante la muda) y los puntos blancos representan especies sedentarias o migrantes que mudan en los cuarteles de invierno (especies sin fuertes limitaciones temporales durante su muda). Se muestra la recta de regresión del modelo general (línea continua), y las rectas de regresión para las especies de muda lenta (línea discontinua superior) y rápida (línea discontinua inferior).

Sin embargo, a pesar de la correlación existente entre la tasa de crecimiento de las plumas y la duración de la muda, la capacidad de la ptilocronología para predecir la duración de la muda fue baja ($R^2 = 0,36$), un hecho que se puso claramente de manifiesto al utilizar las predicciones del modelo en un análisis de variación de la duración de la muda entre las especies migratorias y sedentarias que mudan en el Paleártico. Así, aunque las especies migratorias mudaron más deprisa que las sedentarias ($F_{1,17} = 17,30$; $P < 0,001$; Fig. 4), dicha diferencia no se pudo detectar con o

estadísticamente significativa utilizando las predicciones del modelo con o variable dependiente ($F_{1,17} = 3,14$; $P = 0,094$; Fig. 4). Como cabía esperar, al utilizar la tasa de crecimiento de las plumas como variable dependiente (incluyendo la longitud de la pluma como covariable de la tasa de crecimiento: $F_{1,16} = 202,06$; $P < 0,0001$), el efecto tampoco resultó ser estadísticamente significativo ($F_{1,16} = 3,69$; $P = 0,073$). Apoyando este resultado, la diferencia entre mudas del mosquitero musical en la tasa de crecimiento de las plumas fue tan solo del 5%, mucho menor que la diferencia del 40% observada para la duración de dichas mudas.

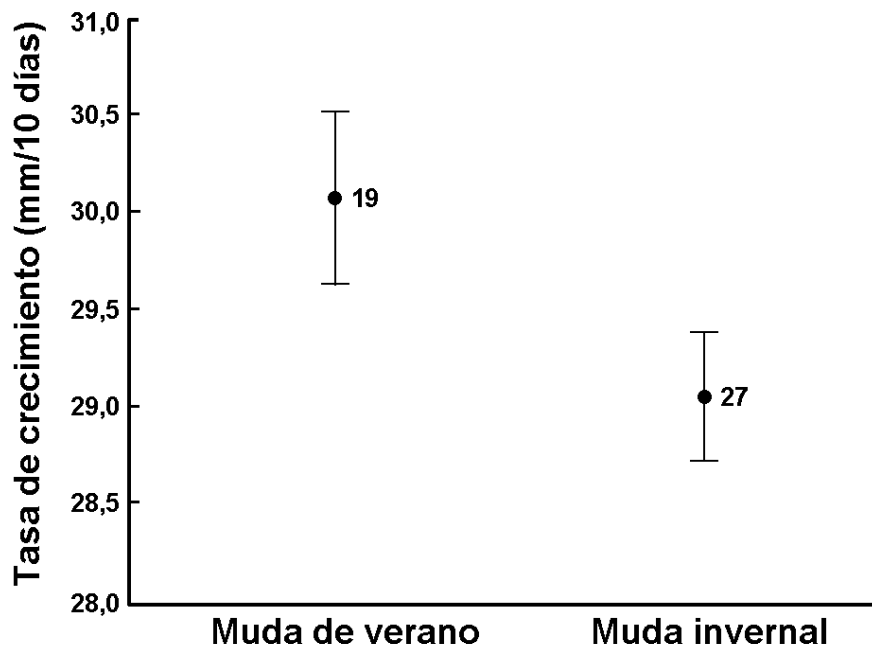


Figura 3. Variación en la tasa de crecimiento entre la muda de verano e invierno del mosquitero musical. El gráfico muestra las medias ajustadas por la longitud de la pluma, así como los errores estándar y los tamaños muestrales.

La baja capacidad de la ptilocronología para predecir la duración de la muda de las especies analizadas se debió a la existencia de dos grupos de especies claramente diferenciados por la duración de su muda, independientemente de la tasa de crecimiento de sus plumas. La existencia de especies de muda rápida y especies de muda lenta introdujo una gran varianza residual en el modelo de regresión de la duración de la muda como función de la tasa de crecimiento de las plumas (Fig. 2). Dicha varianza sólo puede atribuirse a diferencias interespecíficas en la intensidad de la muda (i.e. al número de plumas que se mudan simultáneamente). De hecho, si se clasifican como de muda rápida las especies con residuo negativo, y como de muda lenta las especies con

residuo positivo en el análisis de regresión descrito anteriormente, se encuentra una evidente correspondencia entre la ubicación de cada especie en la dicotomía “muda rápida-muda lenta” y su exposición a restricciones temporales durante la muda completa. Así, si se clasifican las especies analizadas como con muda sujeta a restricciones temporales (cuando su muda completa se sitúa entre la reproducción y la migración) o con muda libre de restricciones temporales (cuando la especie no migra o muda en África tras la migración; Fig. 2), se encuentra que las especies con muda sujeta a restricciones temporales mudan más deprisa que las especies libres de dichas restricciones (Fig. 2; test exacto de Fisher: $P < 0,001$). No obstante, este efecto debe interpretarse con precaución, ya que se pierde al evaluarlo en un contexto filogenético explícito con el método de Ridley, que examina las asociaciones entre cambios en el estado de cada carácter a lo largo de la filogenia (muda rápida vs. lenta y presencia vs. ausencia de restricciones). De acuerdo con la hipótesis filogenética contemplada en este estudio, la especie ancestral tendría una muda lenta no sujeta a restricciones temporales. A lo largo de la historia evolutiva de las aves analizadas, y contemplando diferentes escenarios evolutivos (existen seis posibilidades igualmente parsimoniosas para la evolución de las restricciones temporales y tres para la evolución de la velocidad de la muda), es difícil apoyar la evolución concordante de la muda rápida como respuesta a la aparición de restricciones temporales asociadas con la migración (test exacto de Fisher para probabilidades combinadas a través de todos los escenarios evolutivos posibles: $\chi^2_{(16)} = 25.49$, $P = 0.90$). En parte, este resultado se debe a la estabilidad de la asociación entre la existencia de restricciones temporales y la muda rápida a lo largo de los diferentes linajes considerados, que reduce la potencia de análisis con el tamaño muestral disponible, y en parte a la influencia de dos especies, el jilguero y el petirrojo, en las que la aparición o desaparición, respectivamente, de restricciones temporales sobre la muda (cambios que han tenido lugar en las poblaciones británicas estudiadas) no se ha visto acompañada del cambio esperado en la velocidad de la muda.

Si se vuelve a analizar la correlación entre la tasa de crecimiento de las plumas y la duración de la muda, pero esta vez teniendo en cuenta la dicotomía existente entre especies de muda rápida y especies de muda lenta, la capacidad de la ptilocronología para predecir la duración de la muda de las especies analizadas aumenta considerablemente (Fig. 2). Así, considerando la muda rápida o lenta de las especies como factor de clasificación en un análisis de la duración de la muda en función de la tasa de crecimiento de las plumas como el descrito más arriba, la capacidad de

explicación del modelo aumenta considerablemente (Modelo: $R^2 = 0,89$; tasa de crecimiento: $F_{1,18} = 17,51$, $P < 0,001$, $\beta = -1,124$; longitud de la pluma: $F_{1,18} = 32,42$, $P < 0,001$, $\beta = 1,526$; grupo rápido vs. lento: $F_{1,18} = 86,34$, $P < 0,001$). Asimismo, y como era de esperar, la capacidad predictiva de este modelo es muy superior a la del modelo que no contempla la variación existente entre especies de muda rápida o lenta. De este modo, el análisis de la variación en la duración de la muda (predicha de acuerdo con este modelo) entre especies migratorias y sedentarias produjo resultados muy similares ($F_{1,17} = 14,94$, $P = 0,001$) a los del análisis del mismo efecto estimado con los datos originales de Ginn y Melville (1983), detallados más arriba (Fig. 4).

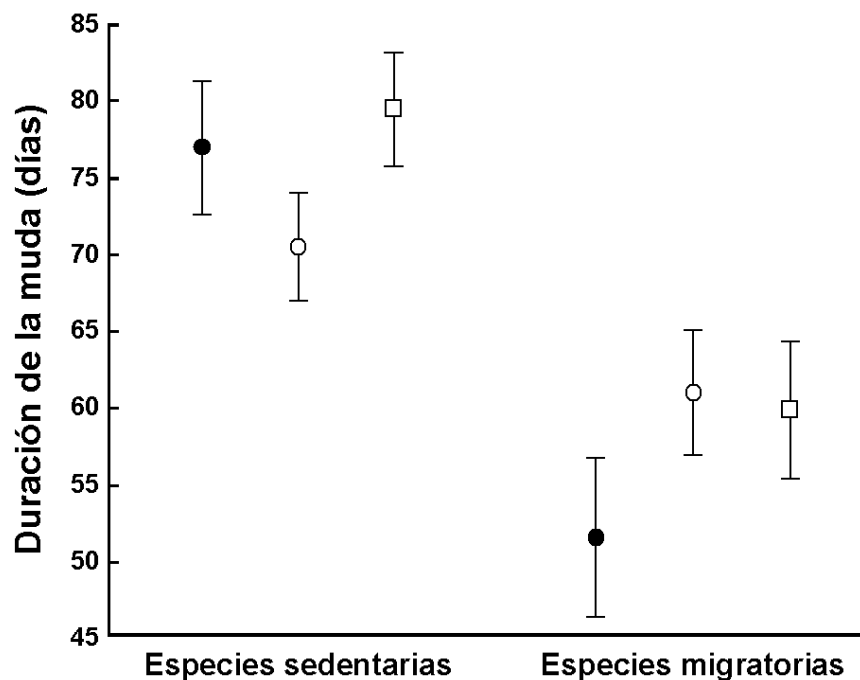


Figura 4. Diferencias entre las especies migratorias y sedentarias, que mudan durante el verano en el Paleártico, en la duración de la muda (medias y errores estándar) directamente obtenida de Ginn y Melville 1983 (círculos negros), en la duración predicha por un modelo basado en la ptilocronología (puntos blancos) y la predicha por un modelo que contempla, además de la ptilocronología, la dicotomía entre especies de muda rápida y de muda lenta (cuadrados).

DISCUSIÓN

La ptilocronología fue inicialmente concebida para explorar variaciones en la condición nutricional de las aves expuestas a diferentes circunstancias ecológicas (Grubb 1989, 2006). En primer lugar fue aplicada a plumas inducidas, aquellas que reemplazan a otras

voluntariamente extraídas por el investigador, asumiendo que las aves reemplazarían las plumas sustraídas tanto más deprisa cuanto mejor fuese su condición física (Grubb 2006). Más adelante, varios autores extendieron el método a plumas producidas de forma natural (plumas originales), ya fuese durante el desarrollo juvenil o durante una muda (por ejemplo, Carlson 1998, Carbone II y Tellería 1999, Kern y Cowie 2002). El uso de la ptilocronología sobre plumas originales proporciona información directa sobre sus tasas de crecimiento durante el desarrollo, y esto no perjudica su uso para estimar la condición nutricional de las aves, ya que la velocidad de la muda y la condición nutricional se ha mostrado que están correlacionadas en algunos estudios (Borras *et al.* 2004). Sin embargo, pocos estudios han sugerido que la ptilocronología pudiera ser empleada para estimar la velocidad de la muda y, menos aún, han evaluado explícitamente su capacidad de predicción de dicha variable (Capítulo 3).

En este trabajo, se pudo demostrar que la duración de la muda es sensible a variaciones en la tasa de crecimiento de las plumas de la cola en un grupo variado de especies del Paleártico. En otras palabras, a lo largo de la historia evolutiva del grupo de especies estudiado, la variación en la duración de la muda puede interpretarse, al menos parcialmente, como consecuencia de cambios en la tasa de crecimiento de las plumas (Felsenstein 1985, Pagel 1993). Sin embargo, la variación en la tasa de crecimiento de las plumas no es capaz de explicar por sí sola toda la variación existente en la duración de la muda (Fig. 2). A una determinada tasa de crecimiento de las plumas, existen especies de muda rápida y especies de muda lenta, una diferencia que sólo puede explicarse por la cantidad de plumas que cada una de estas especies muda simultáneamente. Los resultados de este trabajo revelan que dicha dicotomía muda rápida-muda lenta se puede explicar por la existencia de restricciones temporales sobre la muda en especies que deben mudar entre la reproducción y la migración: las especies sometidas a restricciones, por el hecho de encajar su periodo de muda entre la reproducción y la migración, mudan más deprisa que las especies que no sufren dichas restricciones, ya sea porque son sedentarias o porque han trasladado su muda al periodo invernal. Como complemento interesante de esta idea, el análisis filogenético de la misma relación mostró que la asociación entre duración de la muda y existencia de restricciones temporales se ha mantenido estable en los distintos linajes de aves estudiadas, en los que los rasgos analizados han cambiado en pocas ocasiones. En cualquier caso, los resultados de este trabajo permiten concluir que, en los passeriformes del Paleártico, la duración de la muda tiene dos componentes principales de variación

(la tasa de crecimiento de las plumas y el número de plumas que se mudan simultáneamente), cuyo efecto sobre la duración de la muda es en gran medida independiente.

Un resultado importante de este estudio es la constatación de que la dicotomía muda rápida-muda lenta detectada en el análisis (atribuible a diferencias en el número de plumas que se mudan simultáneamente) explica mejor que las tasas de crecimiento la variación interespecífica en la duración de la muda. De este modo, aunque la ptilocronología puede utilizarse para revelar patrones interespecíficos en la duración de la muda (véase una aproximación intraespecífica en el Capítulo 3), su uso está limitado por la menor potencia estadística determinada por el hecho de que la variación de la tasa de crecimiento de las plumas es sólo uno, y además el menos importante, de los dos mecanismos a través de los cuales las aves pueden modificar la duración de su muda. Como prueba de este fenómeno, la tasa de crecimiento de las plumas no mostró una diferencia significativa entre especies migratorias y sedentarias, diferencia que sí fue significativa para la duración de la muda.

Por otra parte, los resultados del estudio sugieren que la muda rápida o lenta es una característica más propia de las especies que de las poblaciones de la misma especie. Así, sólo dos especies se desviaron del patrón esperado de acuerdo con su comportamiento migratorio, el petirrojo y el jilguero. El petirrojo es una especie sedentaria en el Reino Unido, pero en general migratoria en Europa, y mostró la muda rápida esperable de acuerdo con su patrón de migración característico. Por su parte, el jilguero se considera migratorio en el Reino Unido, pero es una especie de hábitos más bien residentes o, como mucho, nómadas en la mayor parte de Europa, una circunstancia que podría explicar su muda lenta. Aunque estos resultados no pueden considerarse en absoluto concluyentes, sí apoyan la idea de que el comportamiento migratorio es más fácilmente modificable que la estrategia de muda entre poblaciones de aves.

Por otro lado, la tasa de crecimiento de las plumas también se correlacionó con las diferencias en duración de la muda de verano y de invierno en el mosquitero musical (Ginn y Melville 1983, Underhill *et al.* 1992; Fig. 3). Esta especie es la única para la que existe un estudio detallado de las dos principales componentes de la duración de la muda (Bensch y Grahn 1993), que apoya firmemente los resultados obtenidos en el análisis comparativo descrito en este trabajo. Durante la muda de verano, los mosquiteros musicales que mudan más deprisa tienen mayores tasas de crecimiento

individual de las plumas y mayor número de plumas en crecimiento simultáneo que los mosquiteros musicales que mudan despacio. Nuestros resultados apoyan que la muda de verano se acelera con relación a la de invierno aumentando la tasa de crecimiento de las plumas. Sin embargo, el hecho de que la diferencia en la tasa de crecimiento de las plumas entre mudas fuera pequeña (alrededor del 5%) siendo la muda de verano aproximadamente un 40% más corta que la de invierno (Ginn y Melville 1983, Underhill *et al.* 1992), sugiere que el número de plumas en crecimiento simultáneo tiene, de nuevo, un papel más importante que la tasa de crecimiento de las plumas en el acortamiento de la muda de verano respecto a la de invierno.

En resumen, los resultados de este trabajo y de otros estudios previos (Bensch y Grahn 1993), sugieren que la ptilocronología podría ser útil para explorar variaciones en la duración de la muda, aunque dicha aproximación no tendría en cuenta toda la variación existente en la duración de la muda, en gran parte debida a las diferencias en el número de plumas que se mudan simultáneamente. Esta circunstancia reduce la capacidad de la ptilocronología para revelar fenómenos que sí serían revelados en estudios que, con el mismo tamaño de muestra, utilizaran la duración de la muda como variable dependiente. En cualquier caso, y por el mismo motivo, es esperable que aquellos efectos revelados mediante la ptilocronología (por ejemplo, diferencias entre aves migratorias y sedentarias en la velocidad de la muda, véase el Capítulo 3) fuesen realmente más marcados si se estimasen utilizando la duración de la muda en su lugar. Como ventaja de la ptilocronología, su estudio puede ser abordado en los periodos en los que las aves no están mudando, cuando son más fáciles de capturar, lo que puede reducir el tiempo y el esfuerzo necesario para obtener un tamaño muestral razonable para testar nuestras hipótesis. Esta aproximación podría ser especialmente práctica para especies raras o que son extremadamente difíciles de capturar durante el periodo de muda. De hecho, un modelo que tuviese en cuenta la correlación entre la tasa de crecimiento de las plumas y la duración de la muda, y que diferenciase entre especies cuya muda está sometida o no a restricciones temporales (una clasificación en principio abordable con los conocimientos disponibles de las aves europeas), podría servir para obtener aproximaciones razonables de la duración de la muda de las especies paleárticas.

CAPÍTULO 3

EL COMPORTAMIENTO MIGRATORIO AFECTA AL COMPROMISO ENTRE TASA DE CRECIMIENTO Y CALIDAD DE LAS PLUMAS EN LA CURRUCA CAPIROTADA *SYLVIA* *ATRICAPILLA*

DE LA HERA, I., PÉREZ-TRIS, J. & TELLERÍA, J.L. 2009. Migratory behaviour affects the trade-off between feather growth rate and feather quality in a passerine bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, in press.

EL COMPORTAMIENTO MIGRATORIO AFECTA AL COMPROMISO ENTRE TASA DE CRECIMIENTO Y CALIDAD DE LAS PLUMAS EN LA CURRUCA CAPIROTADA *SYLVIA ATRICAPILLA*

RESUMEN

Las aves migratorias tienen menos tiempo para mudar que las sedentarias, lo que les puede forzar a producir su plumaje más rápido, pero en detrimento de la calidad final de las plumas. Sin embargo, los efectos de la migración sobre el compromiso entre velocidad de la muda y calidad del plumaje todavía no han sido estudiados en poblaciones naturales. En este estudio se aprovechó la variación natural existente entre poblaciones migratorias y sedentarias de curruca capirotada *Sylvia atricapilla*, para analizar la relación entre la tasa de crecimiento y la calidad de plumas. Como se predijo a partir de la teoría de estrategias vitales, las currucas capirotadas mostraron diferencias en la calidad individual, lo que se reveló a través de asociaciones positivas entre la tasa de crecimiento y la masa de las plumas dentro de cada población. Sin embargo, las currucas capirotadas migratorias mostraron plumas con tasas de crecimiento más rápidas, pero con masas más ligeras que las currucas capirotadas sedentarias. Estos resultados apoyan la existencia de un compromiso entre la tasa de crecimiento y la calidad de las plumas en la curruca capirotada, que pudo ser evidenciado gracias a las diferentes presiones de selección asociadas a los estilos de vida migratorio y sedentario. Este efecto del comportamiento migratorio sobre el compromiso entre duración de la muda y calidad del plumaje, puede contribuir a explicar la diversificación de los patrones temporales de muda en passeriformes.

INTRODUCCIÓN

Los compromisos entre rasgos que tienen un elevado coste contribuyen a entender la variación fenotípica en las poblaciones naturales (Roff 1992, Stearns 1992). Dichos compromisos han sido estudiados en una gran variedad de organismos, siendo las aves uno de los modelos de estudio más habituales. Así, las aves han contribuido a conocer los compromisos entre supervivencia, reproducción y desarrollo (Bennett y Owens 2002). Sin embargo, existen algunas actividades del ciclo vital de las aves cuya evolución es todavía poco conocida. Uno de estos procesos es la sustitución periódica del plumaje (muda). La muda es una actividad esencial que mantiene las funciones del plumaje, como el aislamiento corporal, la capacidad de vuelo, o la comunicación social (Ginn y Melville 1983). Este proceso requiere una gran cantidad de energía y tiempo que, en caso de no ser empleados, podrían ser asignados a otras funciones (Jenni y Winkler 1994). Los elevados requerimientos de la muda implican que, rara vez, se solapa con otras actividades costosas del ciclo vital de las aves, como la reproducción o la migración (Jenni y Winkler 1994, Hemborg y Lundberg 1998, Norris *et al.* 2004).

La mayoría de especies de paseriformes reemplazan todo su plumaje una vez al año, haciéndolo principalmente en sus territorios de cría tras la reproducción. En las aves migratorias, el tiempo disponible para la muda depende del inicio del viaje migratorio, lo que fuerza a las aves que migran antes a mudar más rápido que las que migran más tarde (Jenni y Winkler 1994, Kjellen 1994). Estas limitaciones temporales sobre la duración de la muda podrían haber conducido a la diversificación de los patrones de muda en aves (Svensson y Hedenström 1999, Hall y Tullberg 2004). Sin embargo, las consecuencias de la migración sobre la muda apenas han sido investigadas en poblaciones naturales.

Los efectos de las limitaciones temporales sobre la muda han sido principalmente investigados a través de experimentos de laboratorio en los que se realizan manipulaciones del fotoperiodo. Así, las aves expuestas a fotoperiodos que simulan condiciones de restricción temporal, desarrollan sus plumas más rápido y producen plumas de peor calidad que las aves control (Dawson *et al.* 2000, Hall y Fransson 2000, Serra *et al.* 2007). De acuerdo con estos experimentos, una muda rápida solo es posible a costa de reducir la estructura y masa de las plumas, lo que puede afectar a la funcionalidad del plumaje (Dawson *et al.* 2000, Serra 2001). Sin embargo, las manipulaciones del fotoperiodo no simulan de una forma realista las limitaciones de

la migración, ya que no incorporan algunos importantes costes, como la acumulación de grasa (Lindström *et al.* 1994, Bonier *et al.* 2007). Asimismo, nuestro conocimiento sobre la variación natural en los rasgos de las plumas con relación al comportamiento migratorio es muy limitado, lo que dificulta la comprensión de las consecuencias de la migración sobre el compromiso entre velocidad de la muda y calidad del plumaje.

Los compromisos se pueden evidenciar a través de una asociación negativa entre los rasgos implicados. Sin embargo, dicha relación puede quedar oculta en poblaciones naturales debido a las diferencias entre individuos en la calidad del territorio ocupado, el estatus social, o las diferencias endógenas en la eficiencia con la que los recursos pueden ser empleados (Stearns 1992, Cuthill y Houston 1997). Estas circunstancias pueden causar, incluso, inesperadas correlaciones positivas entre los rasgos que participan en dicho compromiso (Van Noordwijk y De Jong 1986). Una alternativa a los experimentos para el estudio de los compromisos en poblaciones naturales, puede ser el análisis de poblaciones en los que los rasgos en conflicto están sujetos a selección disruptiva (Roff 1992). En dichos casos, la teoría de estrategias vitales permite hacer predicciones sobre la variación de dichos rasgos, tanto entre individuos dentro de poblaciones con relación a las diferencias en la calidad fenotípica, como entre poblaciones con relación a los compromisos entre rasgos.

En este estudio, se utilizaron poblaciones migratorias y sedentarias de curruca capirotada *Sylvia atricapilla* para analizar la variación natural de la muda en relación con el comportamiento migratorio. Las curruacas capirotadas migratorias necesitan completar su muda pronto para evitar los costes del solapamiento de la muda con la migración (Norris *et al.* 2004). Por otro lado, las curruacas capirotadas sedentarias se encuentran menos limitadas temporalmente porque no migran (Kjellén 1994, Bonier *et al.* 2007). En consecuencia, las curruacas capirotadas migratorias podían ser seleccionadas para incrementar la velocidad de la muda. Mientras, las curruacas capirotadas sedentarias estarían seleccionadas para incrementar la calidad de las plumas, lo que podrían permitirse al poder mudar a una velocidad menor (Serra 2001).

En vista de lo planteado anteriormente, queda pendiente saber si un incremento en la tasa de crecimiento de las plumas surge a expensas de reducir la calidad de las mismas en las curruacas capirotadas migratorias, y si dicho compromiso puede ser observado en poblaciones naturales. De acuerdo con los modelos de Van Noordwijk y De Jong (1986), se predijo que la variación en la calidad individual causará correlaciones positivas entre la tasa de crecimiento y la calidad de las plumas tanto en la

población migratoria como en la sedentaria (Fig. 1). Sin embargo, si existe un compromiso entre la tasa de crecimiento y la calidad de las plumas, las currucas capirotadas migratorias desarrollarán sus plumas más rápido, pero produciendo plumas de peor calidad que las sedentarias (Fig. 1).

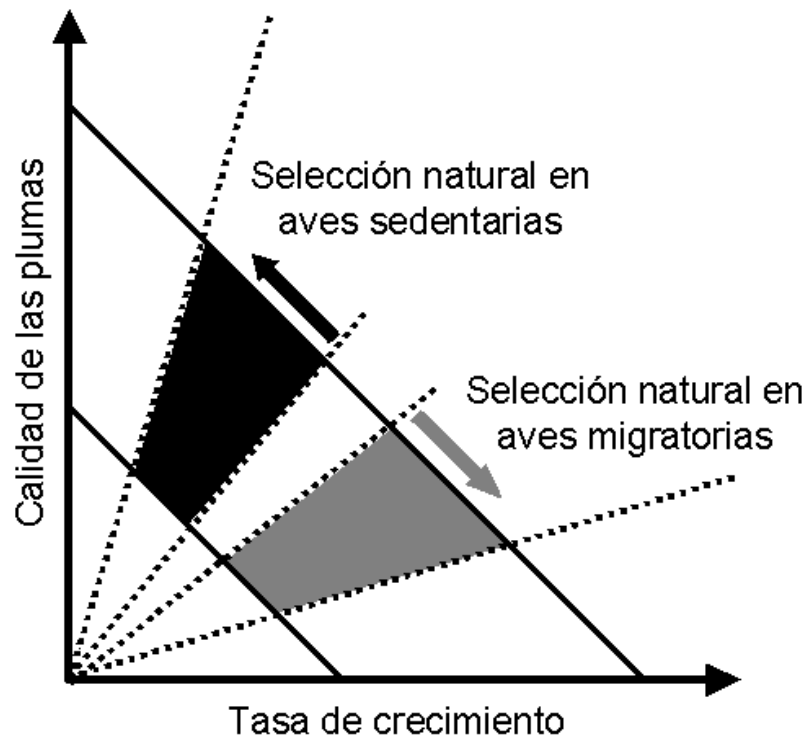


Figura 1. Relación predicha entre la tasa de crecimiento y la calidad de las plumas entre aves migratorias y sedentarias. Dicha asociación entre rasgos depende de la variación en la calidad fenotípica individual (que refleja la variación entre individuos en los recursos disponibles para la producción de las plumas, e indicada por las líneas continuas), y por la variación de las posibilidades de reparto de los recursos entre tasa de crecimiento y calidad de la pluma (indicado por las líneas discontinuas). En poblaciones migratorias, la selección natural favorece una producción rápida de las plumas, que limita la calidad (área de color gris). Por otro lado, en poblaciones sedentarias la selección natural favorece una alta calidad del plumaje (área de color negro), que debería estar asociada a tasas de crecimiento lentas. Aunque exista un compromiso entre tasa de crecimiento y calidad de las plumas, ambos rasgos están correlacionados positivamente dentro de cada población, lo que revela la variación en calidad fenotípica entre individuos (véase Van Noordwijk y De Jong 1986 para más detalles).

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio y métodos generales

Se estudiaron currucas capirotadas invernantes en la región del Campo de Gibraltar, sur de España (36°01'N, 5°36'W). En esta área coinciden las currucas capirotadas locales de comportamiento sedentario, con las currucas capirotadas migratorias que se reproducen en el norte y centro de Europa (Pérez-Tris y Tellería 2002). Se utilizaron redes japonesas para la captura de las aves, que se llevo a cabo en diferentes tipos de hábitat para asegurar una muestra representativa de las diferentes poblaciones invernantes en la zona (Pérez-Tris y Tellería 2002).

Se capturaron un total de 456 currucas capirotadas a lo largo de cinco inviernos consecutivos. Los muestreos se realizaron entre enero y febrero de 2001 a 2005. Las aves de primer año (juveniles) se distinguieron de las de mayor edad (adultas) gracias a las características del plumaje, ya que los juveniles poseen dos generaciones de plumas durante su primer año de vida resultado de una muda parcial de su plumaje juvenil (Jenni y Winkler 1994, Svensson 1992). Dado que las aves de primer año no mudan las plumas de vuelo, sino que mantienen las plumas juveniles, se descartaron de los análisis de este estudio, que sólo consideró las plumas adultas producidas durante un proceso de muda completa.

Las currucas capirotadas fueron medidas para distinguir su comportamiento migratorio. Para ello, se aprovechó la gran variación morfológica asociada al comportamiento migratorio en esta especie (Tellería y Carbonell 1999). Así, se combinó la longitud de la octava primaria, la longitud de la cola, y la diferencia entre las distancias de las plumas primarias 1 y 9 a la punta del ala, en un análisis de funciones discriminantes que clasifica correctamente más del 90% de los individuos (Pérez-Tris *et al.* 1999; Anexo I). Es importante destacar que cualquier ave clasificada incorrectamente reduciría la potencia estadística de las comparaciones, lo que significa que la asignación errónea de algunas aves hace que el estudio sea conservador.

Análisis de los rasgos de las plumas

Cualquier información sobre la ejecución de la muda al nivel individual sólo puede ser obtenida a través de un seguimiento continuado de las aves durante la muda, lo que

resulta generalmente impracticable (Ginn y Melville 1983, Bensch y Grahm 1993). Sin embargo, la tasa de crecimiento y la calidad de las plumas puede ser fácilmente medida sobre plumas extraídas directamente de las aves. Aunque la representatividad de extrapolar los rasgos medidos en una única pluma a todo el plumaje debe ser estimada (véase Capítulo 2), el uso de plumas individuales facilita de forma considerable el análisis de la muda en poblaciones naturales.

En el campo, se extrajeron las dos rectrices quintas de la cola de cada curruca capirotada. Las plumas fueron guardadas en sobres de papel hasta su análisis en el laboratorio. Para evitar sesgos interpersonales, todas las medidas fueron tomadas por la misma persona. Se midió la longitud total de las plumas (la distancia desde la base del cálamo a la punta de la pluma) y la longitud que ocupan 10 barras de crecimiento (véase Grubb 2006) empleando un calibre digital (Mitutoyo ® 500, resolución de 0,01 mm). Las barras de crecimiento están formadas por una banda clara y otra oscura que corresponden con la cantidad de material incorporado durante la noche y el día respectivamente (Brodin 1993). Por lo tanto, diez barras de crecimiento representan la longitud de pluma producida en 10 días. Cuanto más larga es la longitud que abarcan estas 10 barras de crecimiento, mayor es la tasa de crecimiento de las plumas (dicha estima directa de la tasa de crecimiento individual de las plumas basada en las barras de crecimiento se conoce técnicamente como ptilocronología; Grubb 2006). La velocidad de la muda no sólo depende de la tasa de crecimiento individual de las plumas, sino que también está determinada por el número de plumas en crecimiento simultáneo. Puesto que nuestro estudio está basado en plumas individuales, solo pudimos investigar una de estas componentes de la velocidad de la muda, lo que limita, en cierto grado, el alcance de nuestras conclusiones. Sin embargo, dentro de especies los individuos que mudan muchas plumas a la vez también presentan tasas más rápidas de crecimiento individual de sus plumas (Bensch y Grahm 1993), lo que apoya la idea de que la tasa de crecimiento de las plumas puede aportar información válida sobre las diferencias en la velocidad de la muda.

Se empleó la masa de las plumas como un estimador de su calidad (Carbonell y Tellería 1999). Sin embargo, la masa de las plumas sólo puede ser usada para estimar la calidad de las plumas si su variación se correlaciona con el desarrollo de algunos elementos estructurales que, efectivamente, determinan la calidad de las plumas. Por ejemplo, tanto la durabilidad como las propiedades mecánicas de las plumas dependen de algunos rasgos estructurales, como la densidad de barbas o la anchura del raquis de

las plumas, que afectan a la variación en la masa de las plumas. La relación entre estos rasgos estructurales y la calidad de las plumas ha sido demostrada en estorninos pintos *Sturnus vulgaris* forzados experimentalmente a producir plumas de baja o alta calidad (Dawson *et al.* 2000). En esta especie, tanto la resistencia a la flexión, como su dureza (dos determinantes importantes de las propiedades mecánicas de las plumas; Bonser 1996, Bonser y Purslow 1995, Corning y Biewener 1998) se correlacionaron positivamente con la anchura del raquis (Dawson *et al.* 2000).

	β	g.l.	F	P
Migración		1,167	2,12	0,147
Sexo		1,167	6,22	0,014
Migración \times sexo		1,167	0,13	0,717
Longitud de la pluma	0,610	1,167	113,41	< 0,001
Anchura del raquis	0,327	1,167	35,59	< 0,001
Densidad de barbas	0,161	1,167	5,63	0,019
Longitud de las barbas	0,185	1,167	7,74	0,006

Tabla 1. Resultado del modelo general lineal que analizó la masa de las plumas en relación a una serie de rasgos estructurales de las plumas (longitud de la pluma, anchura del raquis, densidad de barbas y longitud de las barbas). El análisis incluye el sexo y el comportamiento migratorio como posibles variables confundidoras.

Las plumas se pesaron usando una balanza digital (Mettler Toledo ® AG-245, $0,01 \pm 0,02$ mg de repetibilidad instrumental). También se midió la anchura dorsoventral del raquis en su base, la densidad de barbas (número de barbas contadas en una sección de 10 mm localizada en el centro de la pluma; Aparicio *et al.* 2003) y la longitud de las barbas internas (longitud máxima de las barbas en la misma sección de la pluma). La densidad y la longitud de las barbas se midieron con la ayuda de una lupa. La masa de las plumas dependió, en primera instancia, de la longitud de la pluma, pero también se correlacionó positivamente con el resto de rasgos estructurales considerados (Tabla 1), lo que confirma la relación entre la masa y la complejidad estructural de las plumas en la curruca capirotada.

Análisis estadísticos

La repetibilidad de los rasgos de las plumas se estimó midiendo una segunda vez 15 plumas seleccionadas aleatoriamente. La repetibilidad de todos los rasgos fue alta y estadísticamente significativa (longitud de la pluma: $r_i = 0,99$; masa: $r_i = 0,99$; tasa de crecimiento: $r_i = 0,91$; anchura del raquis: $r_i = 0,85$; densidad de barbas: $r_i = 0,93$; longitud de las barbas: $r_i = 0,97$; todas con $P < 0,0001$).

En los análisis se empleó el valor medio de las dos plumas rectrices de cada individuo. Algunas plumas estaban sucias y, por lo tanto, las medidas de la masa no eran precisas. Mientras, otras plumas no mostraban barras de crecimiento bien visibles. Dichas plumas fueron excluidas de los análisis correspondientes, lo que explica las diferencias entre análisis en los tamaños muestrales.

Se emplearon modelos generales lineales para analizar la variación en la tasa de crecimiento y la masa de las plumas entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias. Dichos modelos incluyeron el sexo y el año como factores de efectos fijos, y la longitud de la pluma como covariable que controla los efectos del tamaño de la pluma. Asimismo, se evaluó explícitamente la diferencia entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias en la pendiente de la relación entre tasa de crecimiento y calidad de las plumas (estimado a través de la interacción entre el comportamiento migratorio y la covariable en los modelos). Con la idea de incrementar la potencia estadística para detectar esta interacción, se empleó la opción “best subsets” implementada en el módulo *General Regresión Models* del programa STATISTICA 6.1. Esta opción selecciona el modelo en función del tamaño de los efectos (Statsoft 2002).

RESULTADOS

Tasa de crecimiento y calidad de las plumas

El modelo general lineal que analizó la variación en la tasa de crecimiento de las plumas reveló un efecto significativo de la longitud de la pluma. Así, las plumas largas crecieron más deprisa que las plumas cortas. Tras controlar este efecto, las currucas capirotadas migratorias desarrollaron sus plumas más rápido que las sedentarias (Tabla 2, Fig. 2A).

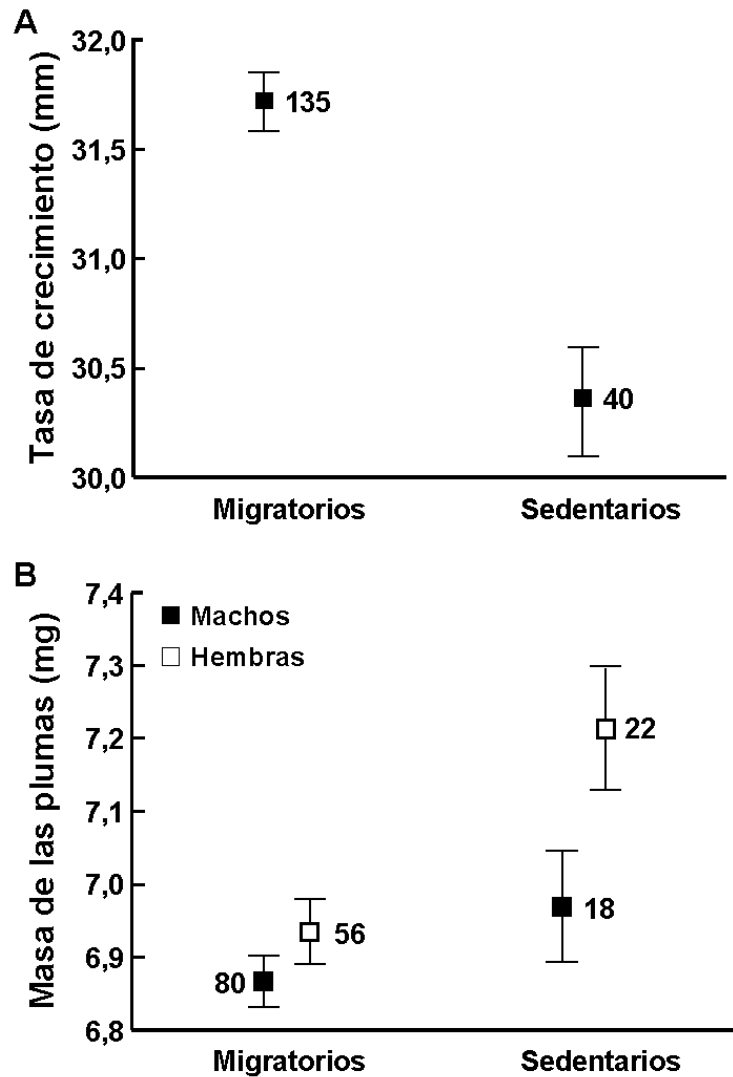


Figura 2. Variación en la tasa de crecimiento (A) y la masa de las plumas (B) entre curruca capirotada migratorias y sedentarias. Las gráficas muestran medias (ajustadas por los efectos incluidos en el modelo de la Tabla 2), errores estándar y tamaños muestrales.

La masa de las plumas también se correlacionó positivamente con el tamaño de la pluma, y también varió con relación al sexo de las aves. Así, las hembras sintetizaron plumas más pesadas que los machos. Tras controlar estos efectos, las curruca capirotada migratorias produjeron plumas más ligeras que las sedentarias (Tabla 2, Fig. 2B).

Tasa de crecimiento y calidad de las plumas al nivel individual

Se detectó una relación positiva entre la tasa de crecimiento y la masa de las plumas en la curruca capirotada, pero que no alcanzó significación estadística (Tabla 3). Esta

ausencia de significación pudo deberse a las diferencias entre poblaciones en la relación entre tasa de crecimiento y masa de las plumas (véase la interacción entre el comportamiento migratorio y la tasa de crecimiento de las plumas; Tabla 3). Así, el incremento en la masa de la pluma con el aumento de la tasa de crecimiento fue más pronunciado en las currucas capirotadas sedentarias ($\beta = 0,29$) que en las migratorias ($\beta = 0,09$; Fig. 3). Al estimarlas separadamente, estos efectos no fueron estadísticamente significativos, debido a la pérdida de potencia estadística asociada al menor tamaño muestral (sedentarios $P = 0,12$, $N = 40$, potencia = 0,28; migratorios $P = 0,22$, $N = 130$, potencia = 0,15; potencia en el modelo de la interacción entre comportamiento migratorio y tasa de crecimiento de las plumas = 0,74).

	Tasa de crecimiento				Masa de la pluma			
	β	g.l.	F	P	β	g.l.	F	P
Migración		1,154	23,62	< 0,001		1,155	8,90	0,003
Sexo		1,154	2,19	0,141		1,155	5,98	0,016
Año		4,154	0,30	0,878		4,155	0,56	0,693
Migración \times sexo		1,154	1,86	0,174		1,155	1,92	0,168
Sexo \times año		4,154	0,51	0,729		4,155	0,92	0,453
Migración \times año		4,154	0,67	0,612		4,155	2,00	0,097
Interacción de los tres factores		4,154	0,82	0,515		4,155	1,21	0,310
Longitud de la pluma	0,517	1,154	64,54	< 0,001	0,637	1,155	107,05	< 0,001

Tabla 2. Resultados de los modelos generales lineales que analizaron la variación en la tasa de crecimiento y la masa de las plumas, con relación al comportamiento migratorio, el sexo y el año de captura de las currucas capirotadas, e incluyendo la longitud de la pluma como covariable.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio revelan una correlación negativa entre la tasa de crecimiento y la calidad de las plumas. Esta asociación se produciría ante la existencia de un compromiso entre ambos rasgos que, rara vez, ha sido detectado en poblaciones naturales. En este caso, dicho compromiso pudo ser revelado en las currucas capirotadas empleando la ptilocronología para estimar la velocidad de la muda, y la masa de las

plumas como un índice de su calidad. La existencia de un compromiso entre la tasa de crecimiento y la calidad de las plumas está apoyada por una correlación negativa entre ellos, que se desvela al comparar estos rasgos entre poblaciones migratorias y sedentarias. Asimismo, nuestro análisis reveló la existencia de variación en la calidad fenotípica de los individuos, que se refleja en una asociación positiva entre la tasa de crecimiento y la calidad de las plumas dentro de poblaciones.

	g.l.	β	F	P
Migración				
Sexo				
Año	4,158		0,57	0,684
Longitud de la pluma	1,158	0,551	57,50	< 0,001
Tasa de crecimiento	1,158	0,146	3,56	0,061
Sexo \times migración				
Sexo \times año				
Migración \times tasa de crecimiento	1,158		11,27	0,001
Migración \times año	4,158		2,31	0,060
Sexo \times migración \times año				

Tabla 3. Modelo general lineal reducido (opción *best subsets*) que analiza la variación en la masa de la pluma con relación a la tasa de crecimiento en currucas capirotadas migratorias y sedentarias. La tabla muestra todas las variables usadas en el análisis, pero los estadísticos sólo son calculados para las variables incluidas en el modelo definitivo.

De acuerdo con la teoría de estrategias vitales (Van Noordwijk y De Jong 1986), se observaron diferentes pendientes entre poblaciones en la asociación entre tasa de crecimiento y masa de las plumas (Fig. 3). Esta interacción es esperable si la amplitud de la variación en la calidad individual no difiere entre poblaciones, pero las ventajas de una muda rápida o unas plumas de alta calidad difieren entre migratorios y sedentarios. Nuestros resultados apoyan la idea de que la asignación de recursos durante la muda de las currucas capirotadas migratorias está más limitada por la necesidad de mudar deprisa que por la necesidad de producir plumas de alta calidad. Así, los migrantes favorecerían una muda rápida sobre una muda lenta, incluso aunque esta última les permita producir plumas de mejor calidad a una cantidad determinada de recursos disponibles para las plumas. Por el contrario, las currucas capirotadas sedentarias están menos limitadas temporalmente, ya que no necesitan migrar. En

consecuencia, pueden producir plumas de la mayor calidad posible para un presupuesto determinado de recursos. A su vez, estas diferentes reglas de asignación de recursos entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias producirían una pendiente más pronunciada en la población sedentaria para la relación entre calidad de las plumas y tasa de crecimiento. Mientras, esta pendiente sería menos pronunciada en las currucas capirotadas migratorias (Fig. 1). Dicha interacción fue, en efecto, detectada en nuestro estudio (Fig. 3).

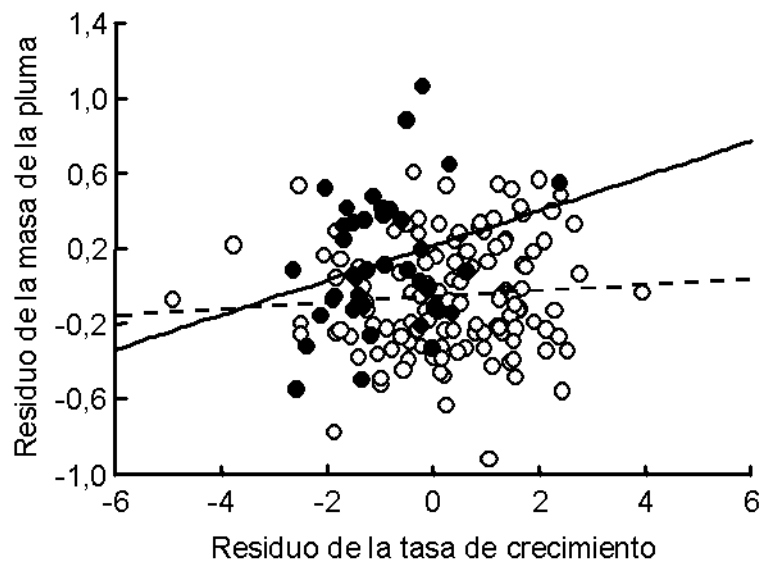


Figura 3. Relación entre la tasa de crecimiento y la masa de las plumas en currucas capirotadas migratorias (círculos blancos y línea discontinua) y sedentarias (puntos negros y línea continua). Debido al efecto del tamaño de la pluma sobre la tasa de crecimiento y la masa de las plumas, el gráfico se representó empleando los residuos de estas variables con relación a la longitud de la pluma.

Asimismo, este estudio muestra que comparar poblaciones sujetas a presiones de selección divergentes puede ayudar a mejorar nuestro conocimiento sobre los compromisos entre rasgos. Esta aproximación puede ser particularmente útil cuando es difícil llevar a cabo experimentos. El compromiso entre tasa de crecimiento y calidad de la pluma ha sido solo investigado experimentalmente con manipulaciones del fotoperiodo, que han mostrado que una muda rápida se asocia con una calidad reducida del plumaje (Dawson *et al.* 2000, Serra *et al.* 2007). Nuestro estudio mostró que este compromiso también tiene lugar en poblaciones naturales. Otros estudios han tratado de ilustrar estos efectos en poblaciones de aves no manipuladas (por ejemplo, Serra 2001), a través de estimas indirectas de la velocidad de la muda (analizando el hueco del ala;

Bensch y Grahn 1993) y la calidad de las plumas (midiendo la pérdida de longitud de ala debida al desgaste). La ventaja de nuestro estudio es que la tasa de crecimiento y la calidad se estimaron sobre la misma pluma, lo que proporciona una mayor consistencia a la hora de contrastar las predicciones derivadas de la existencia de un compromiso entre los dos rasgos.

Podría sugerirse que la variación fenotípica entre poblaciones de curruca capirotada podría no ser adaptativa, sino estar causada por largos periodos de aislamiento poblacional. Sin embargo, las diferencias en el comportamiento migratorio en esta especie no están asociadas con una estructura genética entre poblaciones migratorias y sedentarias (Pérez-Tris *et al.* 2004). Así, el comportamiento migratorio es altamente heredable (Berthold 1996), y puede evolucionar rápidamente tanto en tiempo histórico como ecológico (Berthold *et al.* 1992, Pérez-Tris *et al.* 2004, Bearhop *et al.* 2005). La evolución de la migración en la curruca capirotada también ha implicado cambios paralelos en otros rasgos fenotípicos asociados con los estilos de vida migratorio o sedentario, como el metabolismo de la grasa o la morfología del ala (Pérez-Tris *et al.* 2004, Fiedler 2005). Es interesante destacar que, tanto la duración de la muda como su fenología, están controlados genéticamente en la curruca capirotada (Pulido y Coppack 2004, Pulido y Widmer 2005). Por lo tanto, la variación observada en los rasgos de las plumas se interpreta mejor como resultado de la selección natural asociada con los diferentes comportamientos con relación a la migración.

Asimismo, estos resultados pueden contribuir a comprender las relaciones evolutivas entre muda y migración, un conflicto importante en la vida de las aves (Kjellén 1994). Las limitaciones temporales asociadas con la necesidad de migrar podrían explicar la diversificación de los patrones temporales de muda en aves (Svensson y Hedenström 1999, Hall y Tullberg 2004). De acuerdo con nuestros resultados, una muda rápida es posible a expensas de reducir la calidad de la pluma, lo que puede explicar por qué algunas especies migratorias de larga distancia han retrasado su muda al periodo invernal. Dicha muda invernal evolucionaría en especies migratorias cuando los costes de una calidad reducida del plumaje superen los beneficios de una muda rápida antes de la migración. Por lo tanto, considerar las limitaciones que pueden afectar a la capacidad de producir plumas de alta calidad, puede ayudar a comprender la evolución de las estrategias de muda.

CAPÍTULO 4

¿AFECTA LA FENOLOGÍA DE LA MUDA AL COMPROMISO ENTRE DURACIÓN DE LA MUDA Y CALIDAD DE LAS PLUMAS? UNA APROXIMACIÓN INTER E INTRAESPECÍFICA

¿AFECTA LA FENOLOGÍA DE LA MUDA AL COMPROMISO ENTRE DURACIÓN DE LA MUDA Y CALIDAD DE LAS PLUMAS? UNA APROXIMACIÓN INTER E INTRAESPECÍFICA

RESUMEN

La muda es un proceso costoso pero necesario en la vida de las aves, que muestra dos patrones temporales principales dentro de su ciclo anual: mudar en verano o en invierno. La fenología de la muda puede determinar su duración y, en consecuencia, la estructura de las plumas producidas, lo que puede afectar a la funcionalidad del plumaje. Aunque dicha asociación puede arrojar luz sobre la evolución de los patrones temporales de muda en las aves, esta relación no ha sido explorada con anterioridad. En este estudio se emplearon dos aproximaciones complementarias para evaluar si la duración de la muda y la masa de las plumas varía con relación a la fenología de la muda. En primer lugar, se exploró este patrón a través de un estudio comparativo entre un grupo de especies de paseriformes migratorios que difieren en su patrón de muda. En segundo lugar, se analizó si la muda de invierno del mosquitero musical *Phylloscopus trochilus* (duración media de 70 días) produce plumas de mayor masa que la muda de verano (duración media de 40 días). La aproximación multiespecífica mostró que las especies que mudan en verano llevan a cabo mudas más cortas que las que mudan en invierno. Además, tanto en esta aproximación como en la comparación realizada para el mosquitero musical, las plumas producidas en invierno fueron más pesadas que las producidas en verano. Estos resultados indican que la fenología de la muda afecta al compromiso entre velocidad de la muda y estructura de las plumas, lo que apoya que las restricciones en la capacidad de formar plumas de buena calidad durante el verano podrían explicar la evolución de las estrategias de muda en paseriformes.

INTRODUCCIÓN

La muda es un proceso necesario en la vida de las aves para reparar el daño producido sobre las plumas por la abrasión mecánica, los procesos fotoquímicos o los parásitos. La muda requiere una gran cantidad de energía y tiempo, ya que el plumaje puede significar hasta un cuarta parte de la masa seca de un individuo (Ginn y Melville 1983, Jenni y Winkler 1994). Por este motivo, las aves tienden a evitar el solapamiento de la muda con otras actividades de alta exigencia energética, lo que implica que la duración y la fenología de la muda están condicionadas por la reproducción y la migración dentro del ciclo anual de las aves (Jenni y Winkler 1994, Kjellén 1994).

La fenología de la muda muestra dos patrones principales en los passeriformes. La mayoría de las especies disponen su muda completa entre la reproducción y la llegada del otoño (de aquí en adelante denominada muda de verano; Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994). La muda de verano es el patrón de muda ancestral a partir del cual han evolucionado otras estrategias (Svensson y Hedenström 1999, Hall y Tullberg 2004). La principal alternativa a la muda de verano es el aplazamiento de la muda al periodo invernal (i.e. la muda invernal), aunque existen otras estrategias minoritarias (por ejemplo, la muda suspendida o la muda bianual; Underhill *et al.* 1992, Hall y Fransson 2001). En el Paleártico, los cambios del patrón ancestral sólo han tenido lugar en algunas especies que migran al África subsahariana para pasar el invierno (i.e. migrantes transaharianos). En consecuencia, la aparición de la muda invernal ha sido atribuida a dos circunstancias principales. En primer lugar, a un inicio temprano de los movimientos migratorios postreproductivos en los migrantes transaharianos, que reduciría drásticamente el tiempo disponible para mudar tras la reproducción (Kjellén 1994, Hall y Fransson 2001). Y, en segundo lugar, a una alta disponibilidad de recursos para la muda en los hábitats africanos que son ocupados durante el invierno (Moreau 1972, Barta *et al.* 2008). Sin embargo, las razones por las que muchas especies migratorias transaharianas han adoptado la muda invernal, mientras que otras han mantenido el patrón de muda de verano, son todavía poco conocidas (Jenni y Winkler 1994).

Los factores implicados en la transición de la muda de verano a la muda de invierno en las especies migratorias transaharianas han estado sujetos a un intenso debate (Jenni y Winkler 1994, Salewski *et al.* 2004, Rohwer *et al.* 2005). La mayoría de las interpretaciones son especulaciones no apoyadas por datos empíricos. Algunos

estudios teóricos han sugerido que los requerimientos asociados con las características de las plumas podrían determinar la fenología de la muda (Holmgren y Hedenström 1995, Barta *et al.* 2008). Sin embargo, ningún estudio ha evaluado si la fenología de la muda afecta a la estructura de las plumas. Este hecho resulta sorprendente ya que la duración de la muda parece diferir entre la estrategia de muda de verano y de invierno (Ginn y Melville 1983, Underhill *et al.* 1992), y estas variaciones en la velocidad de la muda pueden afectar a la estructura y funcionalidad de las plumas (Dawson *et al.* 2000, Hall y Fransson 2000, Serra 2001, Serra *et al.* 2007). Por ello, el estudio de la variación en las características de las plumas entre estrategias de muda podría contribuir a comprender su evolución en las aves.

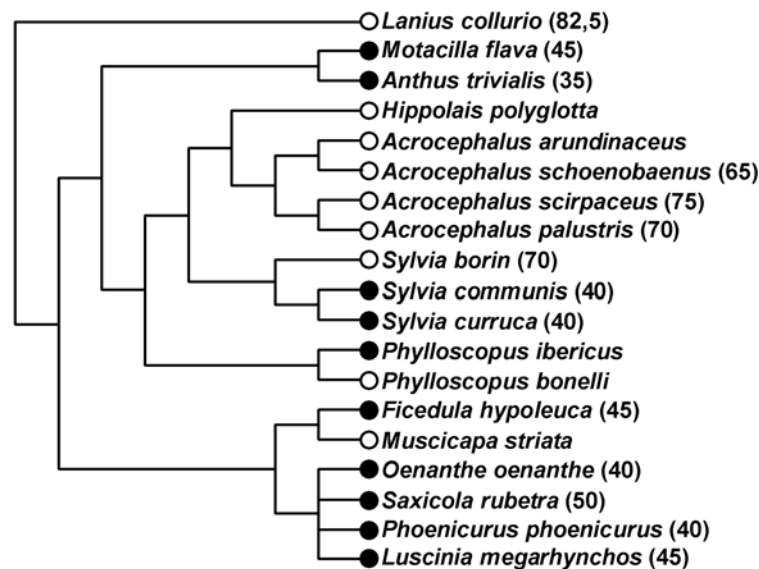


Figura 1. Relaciones filogenéticas entre las 19 especies de aves migratorias transaharianas estudiadas. Los puntos negros representan las especies que mudan en verano, y los círculos blancos las especies que mudan en invierno. La duración de la muda en número de días se indica entre paréntesis.

En este estudio, exploramos si la muda de verano es, en efecto, más corta que la de invierno, y si estas diferencias se asocian con variaciones en la masa de las plumas, un índice de su complejidad estructural y calidad. Para ello, se emplearon dos aproximaciones complementarias. En primer lugar se llevó a cabo un estudio comparativo para evaluar las diferencias en la duración de la muda y la masa de las plumas dentro de un grupo de especies de aves migratorias transaharianas del Paleártico occidental que difieren en el patrón de muda. En segundo lugar, aprovechamos la

estrategia de muda del mosquitero musical (*Phylloscopus trochilus*) para explorar diferencias en la masa de las plumas entre las dos mudas completas que esta especie lleva a cabo anualmente. El mosquitero musical es una de las pocas especies que muestra una estrategia de muda bianual (Underhill *et al.* 1992). Los mosquiteros musicales se reproducen en el Paleártico norte y pasan el invierno en el África subsahariana (Cramp 1992). Las aves adultas llevan a cabo una muda completa en los territorios europeos tras la reproducción, a la que sigue otra muda completa en los territorios invernales africanos previa a la migración primaveral. Es bien conocido que, en esta especie, la muda de verano es considerablemente más corta que la muda de invierno (Ginn y Melville 1983), pero las consecuencias de estas diferencias sobre la masa y estructura de las plumas no han sido evaluadas (Underhill *et al.* 1992).

MATERIAL Y MÉTODOS

Duración de la muda y masa de las plumas entre especies

En este estudio se consideraron 19 especies de paseriformes migratorios transaharianos que se reproducen en el Paleártico, y para las que el patrón de muda es conocido (Jenni y Winkler 1994; Fig. 1). No fue posible obtener datos de duración de la muda y muestras de plumas para todas estas especies. Así, sólo para 14 de ellas se obtuvo la duración de la muda, que fue obtenida a partir de Ginn y Melville (1983; Fig. 1). Con esta información se llevó a cabo un análisis de la varianza (ANOVA) para explorar si la duración de la muda varía entre especies que tienen diferente patrón de muda (muda de verano o de invierno). En un principio, se incluyó la masa corporal de las especies como covariable, pero no fue considerada en los análisis definitivos dado que su efecto no fue significativo y no afectó a los resultados finales.

Por otro lado, se obtuvieron muestras de plumas de 12 de las 19 especies consideradas inicialmente (Tabla 1). Las aves fueron capturadas entre 2005 y 2007 en diferentes ambientes forestales de la Península Ibérica (véase para más detalles, Tellería y Carbonell 1999), y en una zona húmeda del norte de España (Parque de Salburua, Álava). Los muestreos fueron realizados principalmente durante el periodo de migración otoñal, cuando muchas de estas especies se encuentran cruzando la Península Ibérica en dirección a sus cuarteles de invernada africanos. Siguiendo a Svensson

(1992), y Jenni y Winkler (1994), cada especie fue identificada y cada individuo datado para asignar si tenía plumas de vuelo adultas (i.e. plumas producidas durante un proceso de muda completa) o juveniles (i.e. las primeras plumas de vuelo verdaderas sintetizadas por las aves durante su desarrollo en el nido; Jenni y Winkler 1994). Además, de cada individuo se extrajo una pluma rectriz quinta de la cola.

Nombre científico	Plumaje	N	Masa (mg)	Longitud (mm)
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Adulto	2	12,55 ± 0,8	76,6 ± 1,5
	Juvenil	4	10,35 ± 0,65	72,6 ± 2,5
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Adulto	9	3,93 ± 0,1	48,3 ± 0,6
	Juvenil	7	3,53 ± 0,05	48,3 ± 0,4
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Adulto	15	4,49 ± 0,09	54,9 ± 0,4
	Juvenil	11	3,85 ± 0,07	52,7 ± 0,6
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Adulto	11	5,26 ± 0,13	57,5 ± 0,5
	Juvenil	13	5,19 ± 0,08	57,3 ± 0,3
<i>Hippolais polyglotta</i>	Adulto	12	4,39 ± 0,07	54 ± 0,4
	Juvenil	7	3,86 ± 0,06	52,6 ± 0,7
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Adulto	16	9,06 ± 0,2	69,4 ± 0,7
	Juvenil	19	8,64 ± 0,17	68,8 ± 0,6
<i>Muscicapa striata</i>	Adulto	3	7,32 ± 0,06	65,6 ± 0,8
	Juvenil	9	6,55 ± 0,07	65,7 ± 0,4
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Adulto	2	7,43 ± 0,01	62,4 ± 1,5
	Juvenil	3	6,79 ± 0,1	62,5 ± 0,6
<i>Phylloscopus bonelli</i>	Adulto	13	3,31 ± 0,09	51,7 ± 0,6
	Juvenil	3	2,99 ± 0,27	51,6 ± 2,2
<i>Phylloscopus ibericus</i>	Adulto	5	3,19 ± 0,16	51,6 ± 1,4
	Juvenil	15	3,02 ± 0,09	50,9 ± 0,7
<i>Sylvia borin</i>	Adulto	31	6,2 ± 0,08	59 ± 0,4
	Juvenil	11	5,83 ± 0,13	58,8 ± 0,7
<i>Sylvia communis</i>	Adulto	5	7,1 ± 0,33	66 ± 1,1
	Juvenil	27	6,96 ± 0,08	66 ± 0,4

Tabla 1. Medidas de las plumas (medias, errores estándar y tamaños muestrales) para las 12 especies de aves migratorias transaharianas empleadas en la aproximación interespecífica. Se muestran los valores diferenciados para adultos y jóvenes.

Las plumas se pesaron en una balanza digital (Mettler Toledo AG-245, 0,01 mg de resolución; Tabla 1), y se midió la longitud total de cada una de ellas empleando un calibre digital (Mitutoyo ® 500, resolución de 0,01 mm; Tabla 1). El cociente entre la media de la masa de las plumas y su longitud para cada especie se empleó como un índice de la calidad de las plumas. Así, las especies que muestran valores más elevados de este cociente tendrán una mayor complejidad estructural en sus plumas (i.e. raquis más anchos y barbas más largas y abundantes; véase Capítulo 3), lo que se correlaciona con algunas propiedades mecánicas importantes de las plumas y con su resistencia al desgaste (Dawson *et al.* 2000).

Este índice de calidad de las plumas no se comparó directamente entre especies que mudan en verano o invierno, ya que distintas especies pueden tener plumas de diferente calidad por múltiples razones independientes de su estrategia de muda (tipo de hábitat, necesidades de vuelo, etc.). Para controlar esta circunstancia, se emplearon las plumas juveniles como un control de las diferencias en la calidad de las plumas entre especies. Así, se efectuó un análisis de la covarianza (ANCOVA), con el cociente masa-longitud de las plumas adultas como variable dependiente, la fenología de la muda como factor, y el cociente masa/longitud de las plumas juveniles como covariable.

Aunque varios autores han mostrado que se obtienen resultados similares en las aproximaciones filogenéticas y no filogenéticas (por ejemplo, Price 1997), también se analizó el efecto de la fenología de la muda sobre su duración y la masa de las plumas considerando las relaciones filogenéticas entre especies. De esta forma, se evitaron los problemas asociados con la ausencia de independencia estadística en los estudios comparativos (Felsenstein 1985). Para hallar las significaciones corregidas por la filogenia (P_F) de los análisis convencionales descritos anteriormente, se siguieron los procedimientos descritos por Garland y colaboradores (1993). Para ello, se emplearon procedimientos de simulación (*Phenotypic Diversity Analysis Programs*, PDAP) que crean distribuciones nulas de los estadísticos F simulando repetidas veces la evolución de los rasgos sobre una filogenia conocida (Garland *et al.* 1993). Las simulaciones fueron generadas con el programa PDSIMUL sobre una filogenia construida a partir de la presentada por Figuerola y Jovani (2001; Fig. 1). Las simulaciones para la duración de la muda se acotaron entre la duración de la muda más corta (escribano nival *Plectrophenax nivalis*, límite inferior = 28 días) y la más larga registrada en passeriformes (límite superior = 182 días; Jenni y Winkler 1994). Los límites para las variables de las plumas se asignaron de acuerdo con los valores de estos rasgos para una

de las especies más pequeñas del Paleártico (límite inferior, el reyezuelo listado *Regulus ignicapillus*: longitud de la pluma adulta = 41,85 mm, longitud de la pluma juvenil = 42,69 mm, masa de la pluma adulta = 1,88 mg, masa de la pluma juvenil = 1,85 mg), y la especie más grande de la que disponemos muestras de plumas y que se encuentra dentro del grupo de especies estudiado (límite superior, el mirlo común *Turdus merula*: longitud de la pluma adulta = 116,07 mm, longitud de la pluma juvenil = 112,21 mm, masa de la pluma adulta = 48,18 mg, masa de la pluma juvenil = 43,64 mg). En las simulaciones se empleó la opción *REPLACE* de PDSIMUL para mantener los valores de los rasgos dentro de los límites especificados. Las medias entre especies de los valores reales se utilizaron como valores de inicio en las simulaciones, y como las medias esperadas para los valores finales de las ramas. Igualmente, las varianzas esperadas de los valores de los extremos de las ramas fueron igualados a las varianzas de los valores reales. Se estableció que el valor de las correlaciones entre los cambios simulados para los rasgos fuese cero. Además, se emplearon dos modelos diferentes de cambio evolutivo en estas comparaciones: cambio gradual y cambio especiacional, cuyos valores de significación se indicaron en los resultados como $P_{F \text{ grad}}$ y $P_{F \text{ spec}}$, respectivamente. Para cada análisis, la filogenia original fue modificada eliminando en cada caso las especies para las que la duración de la muda o las muestras de plumas no estaban disponibles, pero manteniendo la longitud del árbol en los análisis realizados bajo el supuesto de cambio gradual (Fig. 1). El programa PDANOVA fue empleado para calcular la distribución nula de los valores de F a partir de los valores de las simulaciones.

Masa de las plumas y la muda bianual del mosquitero musical

Se capturaron mosquiteros musicales con redes japonesas durante su paso migratorio a través de la Península Ibérica. Las aves se capturaron en Álava (N = 19) durante el paso otoñal (entre mediados de agosto y finales de septiembre del 2006), y en Tarifa (N = 12) durante la migración primavera (marzo del 2007). Además, se tomaron muestras de mosquiteros musicales en el sur de Suecia (N = 15) durante el inicio del periodo de reproducción (mayo de 2002 y 2007). Todos los individuos incluidos en el estudio corresponden con la subespecie *P. t. trochilus*, ya que es la única que migra a través de la Península Ibérica y se reproduce en el sur de Suecia (Crampton 1992). Los mosquiteros musicales capturados en Tarifa y Suecia portaban plumas de vuelo sintetizadas durante

la muda invernal. Por otro lado, los individuos capturados en Álava podían ser adultos, que habían llevado a cabo una muda completa de verano, o juveniles. Las aves juveniles se distinguieron de las adultas usando las características del plumaje (Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994). Dichas aves juveniles no fueron consideradas en los análisis porque sus plumas de vuelo no son sintetizadas en ninguno de los procesos de muda que se estudian en este trabajo. De cada individuo se extrajo una pluma rectriz quinta de la cola que se guardó en un sobre de papel.

En el laboratorio, se calculó la masa y la longitud total de las plumas siguiendo los métodos descritos anteriormente. Para explorar las variaciones en la masa de las plumas entre mudas se llevó a cabo un análisis de la covarianza con la masa de las plumas como variable dependiente, la longitud de la pluma como covariable, y la muda (muda de verano o invierno) como factor. Los datos de Tarifa y Suecia se juntaron ya que no se detectaron diferencias significativas entre ambas localidades en la masa de las plumas (localidad: $F_{1,24} = 0,07$, $P = 0,79$; longitud de la pluma: $F_{1,24} = 44,51$, $P < 0,001$, $\beta = 0,82$).

RESULTADOS

Las especies con mudas de verano mostraron mudas significativamente más cortas que las especies que mudan en invierno en el ANCOVA no filogenético ($F_{1,12} = 106,97$, $P < 0,001$). Estas diferencias se mantuvieron cuando se consideraron las relaciones filogenéticas entre especies ($P_F < 0,001$, en ambos modelos de cambio evolutivo; Fig. 2A), así como para un análisis restringido que sólo incluyó las siete especies para las que se disponía tanto de datos de duración de la muda como de muestras de plumas ($F_{1,4} = 86,43$, $P < 0,001$; $P_{F grad.} = 0,003$; $P_{F spec.} = 0,002$).

Como era previsible, el índice de calidad de las plumas adultas se correlacionó significativamente con el índice de calidad de las plumas juveniles (ANCOVA covariable $F_{1,9} = 821,7$; $y P < 0,001$ para el análisis convencional y los análisis filogenéticos que consideran ambos modelos de cambio evolutivo). Sin embargo, una vez controlado este efecto, las especies que mudan en invierno mostraron índices de calidad de las plumas adultas mayores que las especies que mudan en verano ($F_{1,9} = 12,84$, $P < 0,006$; $P_{F grad.} = 0,003$; $P_{F spec.} = 0,007$; Fig. 2B).

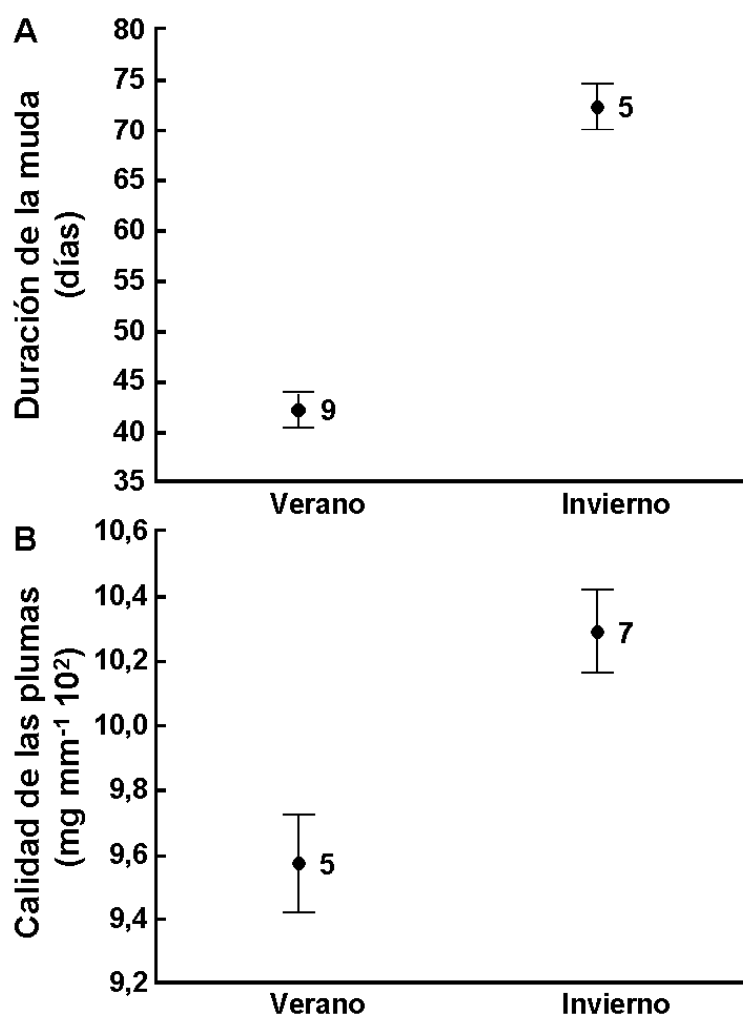


Figura 2. Variación en la duración de la muda (A) y en la calidad de las plumas adultas (B, corregida por la calidad de las plumas juveniles) con relación a la fenología de la muda (muda de verano o de invierno). Los gráficos muestran medias, errores estándar y tamaños muestrales.

Respecto a la muda bianual del mosquitero musical, se detectó una correlación positiva entre la masa y la longitud de las plumas ($F_{1,43} = 147,41$, $P < 0,001$, $\beta = 0,83$). Tras controlar este efecto, las plumas desarrolladas durante la muda de verano mostraron masas significativamente menores que las sintetizadas durante el invierno (muda: $F_{1,43} = 6,24$; $P = 0,016$; Fig. 3).

DISCUSIÓN

La fenología de la muda afectó a su duración total y a la calidad del plumaje obtenido. En primer lugar, este estudio corroboró que las especies que mudan en verano dedican

menos tiempo a la muda que las especies que mudan en invierno. Aunque este hecho ha sido sugerido por varios autores (véase, por ejemplo, Hedenström 2008), ningún estudio había explorado esta relación empleando procedimientos estadísticos y controlando el posible efecto confundidor de las relaciones filogenéticas entre especies (Felsenstein 1985). El análisis comparativo también ilustró que, tras controlar por las diferencias en la calidad de las plumas entre especies (i.e. a través de la calidad de las plumas juveniles), las especies que mudan en invierno producen plumas adultas de mayor calidad que las que mudan en verano. Los mismos resultados se detectaron para el mosquitero musical, cuya muda estival de corta duración dio lugar a plumas menos pesadas y, previsiblemente, de menor calidad que la muda invernal (Underhill *et al.* 1992). Estos resultados complementarios entre duración de la muda y calidad de las plumas, tanto en un contexto inter como intraespecífico, son consistentes con la existencia de un compromiso entre ambas variables en las aves. Según esta visión, una muda acelerada limita la incorporación de material a las plumas (Dawson *et al.* 2000, Hall y Fransson 2000, Dawson 2004).

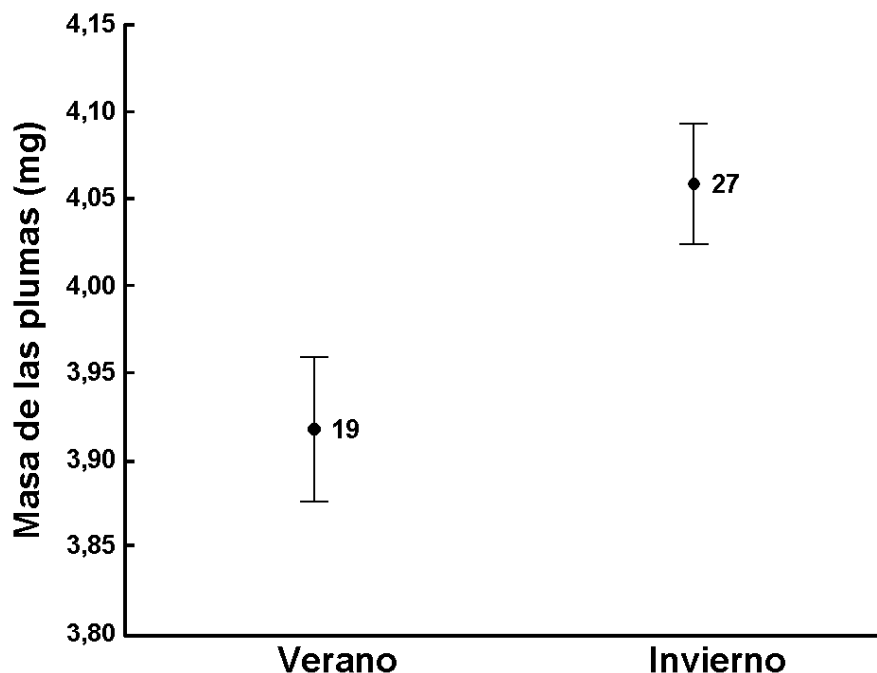


Figura 3. Variación en la masa de las plumas del mosquitero musical entre mudas. El gráfico muestra medias ajustadas por la longitud de las plumas, errores estándar y tamaños muestrales.

En verano, las mudas fueron claramente más rápidas, lo que apoya la existencia de fuertes limitaciones temporales durante esta estación que fuerzan a las aves a acelerar la muda para encajar este proceso en el corto periodo de tiempo que discurre entre la reproducción y la migración otoñal (Kjellén 1994, Hall y Fransson 2001). Por otro lado, estas restricciones temporales pueden ser eludidas si la muda es trasladada al periodo invernal, donde las aves llevan a cabo una muda lenta que permite producir un plumaje de mejor calidad (Dawson *et al.* 2000, Serra 2001, Serra *et al.* 2007). De esta forma, las presiones temporales durante el verano y las consiguientes limitaciones en la producción de las plumas, podrían explicar la aparición de la muda invernal en algunas especies de aves europeas. En el caso del mosquitero musical, esta diferencia en la masa de las plumas entre mudas apoyaría que la muda estival da lugar a un plumaje de muy baja calidad, por lo que la segunda muda completa podría haber surgido como un mecanismo de reparación que evitaría el elevado coste de conservar el plumaje de verano durante un ciclo anual completo (Underhill *et al.* 1992, Hedenström *et al.* 1995, Merilä y Hemborg 2000).

Sin embargo, llama la atención que el largo tiempo dedicado a la muda invernal con relación a la muda de verano tanto entre especies como en el mosquitero musical (una diferencia media de un mes, Fig. 2A; y, véase, Underhill *et al.* 1992), no esté asociado con una diferencia más marcada en la masa de las plumas. Sería de esperar que si los territorios invernales africanos son tan productivos como se ha sugerido con anterioridad (Moreau 1972, Barta *et al.* 2008), las aves que mudan en estas áreas no requirieran tanto tiempo para adquirir los recursos necesarios para sintetizar su plumaje. Este hecho sugiere que las condiciones para la muda en los hábitats africanos no son tan adecuados como se piensa. Sin embargo, aunque la disponibilidad de alimento puede ser baja en algunas áreas africanas (Bensch *et al.* 1991, Salewski *et al.* 2004), las aves compensarían esta dificultad invirtiendo más tiempo en el proceso de muda. Por lo tanto, la selección natural habría favorecido la muda invernal porque relaja las presiones temporales con relación al periodo estival, pero no porque las aves encuentren recursos alimenticios especialmente abundantes para la muda.

Las diferencias en la calidad de las plumas también pueden contribuir a entender la selección de la fenología de muda en las especies migratorias transaharianas. Se ha sugerido que la fenología de la muda es un compromiso entre tener plumas de alta calidad durante la reproducción (especies que mudan en invierno) o durante el periodo no reproductivo (especies que mudan en verano; Holmgren y Hedenström 1995).

Nuestros resultados son compatibles con esta hipótesis, pero, además, sugieren que llevar a cabo una muda invernal proporciona una mejor calidad global de las plumas que llevar a cabo una muda de verano. Esta idea no había sido considerada previamente, pero la necesidad de una estructura más compleja de las plumas en algunas especies también podría explicar porque algunas han adoptado la muda de invierno y otras han mantenido el patrón ancestral. Así, si una calidad alta de las plumas contribuye significativamente a la eficacia biológica de una especie, la selección natural habría favorecido el retraso de la muda al periodo invernal, cuando la capacidad para producir un buen plumaje es mayor que en verano en los migrantes transaharianos.

CAPÍTULO 5

COMPORTAMIENTO MIGRATORIO Y ASIGNACIÓN DIFERENCIAL DE RECURSOS ENTRE LAS PLUMAS DEL ALA Y DE LA COLA EN LA CURRUCA CAPIROTADA *SYLVIA ATRICAPILLA*

DE LA HERA, I., PÉREZ-TRIS, J., & TELLERÍA, J.L. Migratory behaviour and differential resource allocation between wing and tail feathers in a passerine bird. Manuscrito enviado.

COMPORTAMIENTO MIGRATORIO Y ASIGNACIÓN DIFERENCIAL DE RECURSOS ENTRE LAS PLUMAS DEL ALA Y DE LA COLA EN LA CURRUCA CAPIROTADA *SYLVIA ATRICAPILLA*

RESUMEN

Las limitaciones temporales y fisiológicas asociadas con la migración pueden comprometer la calidad de las plumas de vuelo, reduciendo la eficiencia de los desplazamientos migratorios. En consecuencia, las aves migratorias pueden invertir más recursos en aquellos tractos del plumaje que resultan esenciales para los vuelos sostenidos de larga duración (como las plumas primarias del ala), e invertir menos en aquellos tractos del plumaje que son menos importantes. Se utilizaron currucas capirotadas (*Sylvia atricapilla*) migratorias y sedentarias para analizar la variación, entre y dentro de individuos, en la calidad relativa de las plumas del ala y de la cola. Las currucas capirotadas migratorias mostraron plumas de la cola más ligeras, pero plumas primarias del ala de similar masa que las sedentarias. Tras controlar el tamaño de las plumas, la masa de las plumas primarias y de la cola se correlacionaron positivamente dentro de individuos. Sin embargo, a una masa similar de las plumas de la cola, los individuos migratorios sintetizaron plumas primarias más pesadas que los sedentarios. Puesto que la menor inversión en plumas de la cola no da lugar a plumas primarias de mejor calidad, las currucas capirotadas migratorias parece que tratan de sacar el mayor partido de los recursos de los que disponen, invirtiendo comparativamente más en los tractos que contribuyen de forma más significativa a su eficacia biológica.

INTRODUCCIÓN

El plumaje de las aves desempeña funciones fundamentales como la termorregulación, el vuelo o la comunicación social (Ginn y Melville 1983). Sin embargo, la síntesis de las plumas requiere una gran cantidad de recursos y tiempo (Lindström *et al.* 1993, Jenni y Winkler 1994). Este hecho implica que la estructura de la pluma –y en consecuencia su funcionalidad– puede estar condicionada por compromisos fisiológicos con otras actividades, o por factores de estrés ambiental que dificultan la síntesis de las plumas. Las condiciones meteorológicas adversas, la escasez de alimento, la exposición a depredadores y otras alteraciones ambientales transitorias pueden afectar a la funcionalidad del plumaje, lo que se evidencia a través de la aparición de malformaciones de las plumas, como las barras de falta (Jenni y Winkler 1994, Jovani y Blas 2004, Serrano y Jovani 2005). Sin embargo, la variación natural en los rasgos de las plumas con relación a las adaptaciones del comportamiento, o a las condiciones variables en el desarrollo, ha recibido mucha menos atención.

La migración afecta de una forma determinante a la biología de las aves, ya que incluir dos viajes migratorios en el ciclo anual obliga a una reorganización del resto de actividades (Piersma *et al.* 2005, Hedenström 2008). Una solución general ante estas limitaciones temporales causadas por la migración es acortar y acelerar los procesos fisiológicos, incluido el desarrollo del plumaje (Jenni y Winkler 1994, Kjellén 1994, Meiri y Yom-Tov 2004). La aceleración del desarrollo del plumaje incrementa la demanda de energía por unidad de tiempo, lo que podría resultar en una incapacidad del individuo para satisfacer los requerimientos de recursos de todas las plumas que se encuentran en crecimiento (Buchanan 2000, Dawson 2004, Serra *et al.* 2007). Varios experimentos han mostrado que una tasa de crecimiento acelerada de las plumas perjudica su estructura y calidad (Dawson *et al.* 2000, Hall y Fransson 2000), un compromiso que también se ha sugerido en poblaciones naturales (Underhill *et al.* 1992, Serra 2001).

Sin embargo, algunos trectos del plumaje de las aves pueden tener mayor relevancia funcional que otros, lo que plantea la posibilidad de que las aves no distribuyan sus recursos de una forma equitativa entre diferentes tipos de plumas. Por ejemplo, las plumas primarias del ala proporcionan empuje y contribuyen a la sustentación durante el vuelo activo, mientras las plumas de la cola tienen una contribución menor a la sustentación, y están principalmente implicadas en la

maniobrabilidad (Videler 2005). Por lo tanto, la calidad de las plumas primarias afecta a la eficiencia de los vuelos migratorios, y es esperable que tenga un mayor impacto sobre la eficacia biológica que las plumas de la cola (Serrano y Jovani 2005). Este hecho sugiere la posibilidad de que las aves migratorias hayan evolucionado mecanismos para transferir los costes de sus limitaciones fisiológicas durante el desarrollo del plumaje a los tractos de plumas menos esenciales, favoreciendo un desarrollo adecuado de los tractos que tienen mayor importancia (Jovani y Blas 2004, Serrano y Jovani 2005).

En currucas capirotadas adultas, los individuos migratorios mudan más rápido pero producen plumas de la cola más ligeras que los individuos sedentarios, lo que ha sido interpretado como una consecuencia de las limitaciones temporales asociadas a la migración (Capítulo 3). Mientras, la variación en la calidad de las plumas entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias juveniles no ha sido formalmente evaluada. En este estudio se comparó la masa de las plumas primarias y de la cola en los plumajes adulto y juvenil de la curruca capirotada con la intención de distinguir entre dos escenarios con diferentes implicaciones para la evolución de la muda con relación a la migración: (1) ambos tipos de plumas tienen una menor calidad en las currucas capirotadas migratorias, lo que apoyaría la idea de que los costes de un desarrollo rápido de las plumas se extienden por todo el plumaje, o (2) las currucas migratorias comprometen la calidad de las plumas de la cola favoreciendo las plumas primarias, lo que apoyaría que la migración fomenta una mayor inversión de recursos en tractos del plumaje que son más importantes para los vuelos de larga duración.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio y métodos de campo

Se capturaron currucas capirotadas en la área del Campo de Gibraltar, sur de España (36°01'N, 5°36'W). Las currucas capirotadas sedentarias locales comparten esta área durante el invierno con currucas capirotadas migratorias que se reproducen en latitudes más septentrionales (Pérez-Tris y Tellería 2002). Las aves fueron capturadas empleando redes japonesas durante enero y febrero de los años 2006 y 2007. Las aves fueron datadas basándose en las características del plumaje y el color del iris de los ojos (Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994). De cada individuo se extrajo una rectriz quinta

(la segunda más externa de las plumas de vuelo de la cola) y una primera primaria (la más interna de las plumas primarias del ala). Ambas plumas fueron guardadas en sobres de papel hasta el análisis en el laboratorio. Las aves que tenían alguna de estas plumas sucia o reemplazada fueron descartadas de los análisis, lo que dejó un tamaño muestral final de 283 individuos.

Las currucas capirotadas fueron clasificadas como migratorias o sedentarias empleando una función discriminante que combina la longitud de la octava primaria (más larga en migratorios), la longitud de la cola (más corta en migratorios) y la diferencia entre las distancias primarias 1 y 9 (distancias desde la punta de cada primaria a la punta del ala; mayor en migratorios). Este método clasificó correctamente casi todas las currucas capirotadas (por encima del 90%; Pérez-Tris *et al.* 1999, Anexo D).

En la curruca capirotada, el plumaje juvenil se desarrolla en el nido (Jenni y Winkler 1994), y pronto tras la independencia de los padres, los juveniles llevan a cabo una muda parcial postjuvenil. Esta muda parcial afecta principalmente a las plumas corporales (Shirihai *et al.* 2001), pero no suele implicar a las plumas de vuelo primarias o de la cola (únicamente un caso en nuestra muestra, que mudó las cuatro plumas primarias más externas). Por lo tanto, las aves de primer año mantienen el juego de plumas de vuelo juveniles hasta su segundo verano, cuando lo sustituyen por medio de una muda completa por su primer plumaje adulto. A partir de ese momento la muda completa se repite cada verano. El desarrollo del plumaje juvenil y la muda completa de los adultos se consideran dos procesos de desarrollo diferentes (Jenni y Winkler 1994), lo que puede afectar a la estructura y funcionalidad de las plumas. Así, los polluelos crecen todas sus plumas y otras estructuras corporales de forma simultánea en el nido, mientras los adultos reemplazan sus plumas de forma secuencial y están totalmente desarrollados durante la muda. Estas diferencias, muy probablemente implican una variación entre juveniles y adultos en la demanda de recursos para el crecimiento de las plumas en cada momento. Por otro lado, la cantidad de recursos disponibles para una muda completa depende de la capacidad del propio individuo para adquirirlas, mientras los recursos disponibles para el desarrollo del plumaje juvenil dependen de la capacidad de los padres para aportar alimento al nido.

Medidas de las plumas

En el laboratorio, se pesaron las plumas empleando una balanza digital del modelo Mettler Toledo ® AG-245 (repetibilidad instrumental $0,01 \pm 0,02$ mg). También se midió la longitud total de las plumas desde su base a la punta usando un calibre digital del modelo Mitutoyo ® 500. La masa de la pluma con relación a su longitud total está correlacionada con rasgos estructurales que determinan su calidad, como la anchura del raquis o la densidad de barbas (Dawson *et al.* 2000, Rohwer *et al.* 2005, Capítulo 3). Para evitar sesgos interpersonales, todos los rasgos fueron medidos por la misma persona.

Análisis estadísticos

Se emplearon modelos generales lineales para analizar separadamente la variación en la masa de las plumas primarias y de la cola. En cada análisis, la edad (o tipo de plumaje: adulto o joven), el comportamiento migratorio (migrante o sedentario), el sexo y el año (2006 o 2007) se incluyeron como factores de efectos fijos, y la longitud de la pluma se incluyó como covariable.

En varias especies de aves, incluida la curruca capirotada, los residuos de la masa de las plumas (la masa de la pluma relativa a su tamaño) están correlacionados positivamente con la anchura del raquis y la densidad de barbas (Dawson *et al.* 2000, Capítulo 3). Por lo tanto, los residuos de la masa sobre la longitud fueron empleados como una estima de la complejidad estructural de las plumas. Para analizar la relación intraindividual entre los residuos de la masa de las primarias y las rectrices, primero se calcularon los residuos de la regresión de la masa de cada pluma a su longitud. A continuación, la variación de los residuos de la masa de cada tipo de pluma se analizó con relación a la edad, sexo, año, comportamiento migratorio y el residuo de la masa de la otra pluma.

RESULTADOS

Las currucas capirotadas adultas mostraron plumas de la cola más pesadas que las juveniles, y las sedentarias más pesadas que las migratorias en ambas clases de edad

(Tabla 1; Fig. 1A). Sin embargo, aunque las plumas primarias adultas también fueron más pesadas que las juveniles, la masa de las plumas primarias no difirió significativamente entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias (Tabla 1; Fig. 1B).

	Plumas de la cola			Plumas primarias		
	β	$F_{1,266}$	P	β	$F_{1,266}$	P
Longitud de la pluma	0,703	270,68	< 0,001	0,697	277,13	< 0,001
Edad		6,20	0,013		9,01	0,003
Migración		7,63	0,006		0,01	0,941
Sexo		1,02	0,314		0,31	0,578
Año		0,71	0,4		0,05	0,821

Tabla 1. Resultados del modelo general lineal que analizó la variación en la masa de cada tipo de pluma (plumas primarias y de la cola) con relación a su longitud, edad (juvenil o adulto), comportamiento migratorio, sexo y año. Las interacciones no fueron significativas por lo que no se presentan en la tabla.

	Residuo de la masa de las plumas de la cola			Residuo de la masa de las plumas primarias		
	β	$F_{1,266}$	P	β	$F_{1,266}$	P
Residuo de la masa de la otra pluma (primaria o cola)	0,615	174,07	< 0,001	0,644	174,07	< 0,001
Edad		0,66	0,42		3,08	0,08
Migración		11,94	< 0,001		4,2	0,041
Sexo		0,73	0,39		0,01	0,92
Año		1,67	0,20		1,00	0,32

Tabla 2. Resultados de los modelos generales lineales que analizaron la complejidad estructural de las plumas primarias y de la cola (medidas como los residuos de la masa de la pluma sobre su longitud) con relación a la complejidad estructural de la otra pluma, edad (juvenil o adulto), comportamiento migratorio, sexo y año. Las interacciones no fueron significativas por lo que no se presentan en la tabla.

La masa de las plumas estuvo significativamente correlacionada con la longitud de las plumas tanto en las rectrices ($F_{1,281} = 266,97$; $P < 0,001$; $\beta = 0,698$), como en las primarias ($F_{1,281} = 303,12$; $P < 0,001$; $\beta = 0,72$). Las currucas capirotadas con plumas de la cola relativamente más pesadas también mostraron plumas primarias relativamente

más pesadas (como se muestra a través de la correlación entre los dos residuos de la masa de las plumas; Tabla 2, Fig. 2). Sin embargo, las currucas capirotadas migratorias tuvieron plumas primarias comparativamente más pesadas (dada su masa de las plumas de la cola; Tabla 2, Fig. 3A), o plumas de la cola más ligeras (dada su masa de las plumas primarias) que las currucas capirotadas sedentarias (Tabla 2, Fig. 3B).

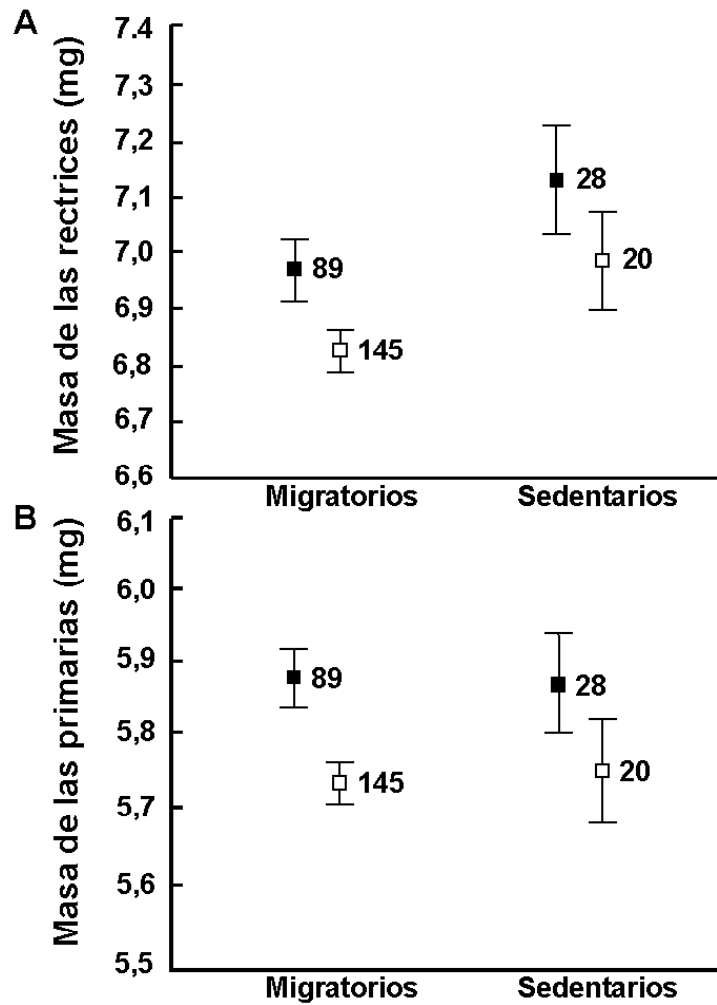


Figura 1. Variación en la masa de las plumas de la cola (A) y de las plumas primarias (B) en la curruca capirotada con relación al comportamiento migratorio y la edad (cuadrados negros: plumaje adulto; cuadrados blancos: plumaje juvenil). Las gráficas muestran medias (ajustadas por los efectos de la Tabla 1), errores estándar y tamaños muestrales.

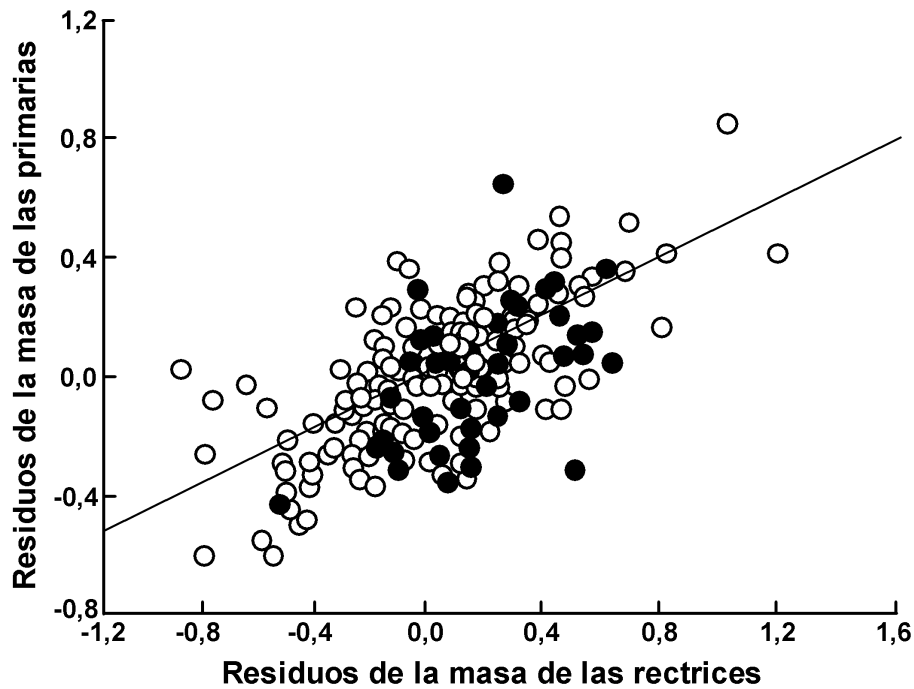


Figura 2. Relación entre los residuos de la masa de las primarias y los residuos de la masa de las plumas de la cola entre currucas capirotadas migratorias (círculos blancos) y sedentarias (puntos negros).

DISCUSIÓN

Las propiedades mecánicas del plumaje son esenciales para la ejecución del vuelo (Swaddle *et al.* 1996), y estas dependen de la complejidad estructural de las plumas (Dawson *et al.* 2000). Por esta razón, las decisiones individuales sobre el reparto de los recursos destinados a la producción del plumaje pueden afectar a la eficacia biológica. Este hecho puede ser particularmente importante en individuos con requerimientos de vuelo especiales, como es el caso de las aves migratorias (Sillet y Holmes 2002). Nuestros resultados muestran que el comportamiento migratorio afecta al reparto de los recursos entre dos tipos diferentes de plumas en la curruca capirotada. Las currucas capirotadas migratorias tienen plumas de la cola más ligeras que las sedentarias, pero no compensan esas diferencias produciendo plumas primarias más pesadas, a pesar de que invierten comparativamente más recursos en las plumas primarias que en las plumas de la cola.

El hecho de que las currucas capirotadas migratorias tengan plumas de la cola más ligeras, puede ser interpretado como un coste del desarrollo rápido de las plumas. Este crecimiento acelerado del plumaje en las aves migratorias estaría causado por las

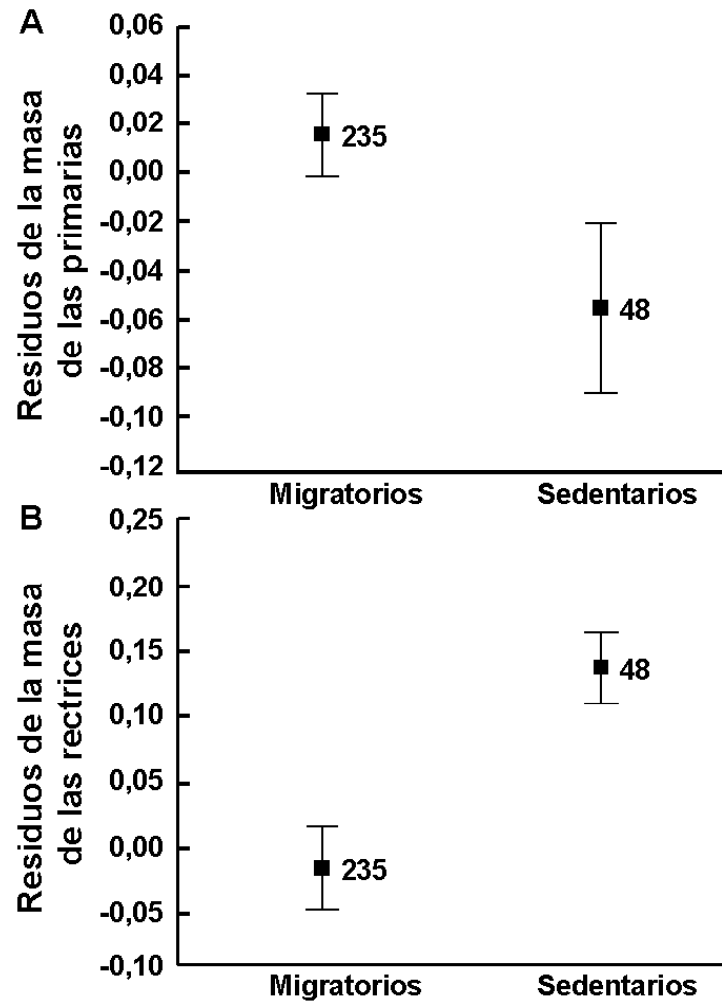


Figura 3. Variación entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias en los residuos de la masa de las plumas primarias (A) y rectrices de la cola (B). Los gráficos muestran medias (ajustadas por los efectos considerados en la Tabla 2), errores estándar y tamaños muestrales.

limitaciones temporales que implica no poder solapar la muda y la migración (Norris *et al.* 2004). Estudios previos han mostrado que las currucas capirotadas migratorias adultas mudan sus plumas de la cola más rápido que las sedentarias, produciendo plumas más ligeras (Capítulo 3). El presente estudio confirma las observaciones anteriores, y muestra el mismo patrón en el plumaje juvenil. Por lo tanto, aunque los plumajes adultos y juveniles representan el resultado de dos procesos de desarrollo diferentes (estando sujetos a limitaciones fisiológicas y ecológicas distintas), el impacto negativo de la migración sobre la formación de las plumas de la cola es evidente en ambas clases de edad. Asimismo, el tipo de plumaje tampoco afecta a la forma en que individuos migratorios y sedentarios distribuyen los recursos estructurales entre plumas del ala y de la cola. Este resultado es importante para comprender la evolución de las

características del plumaje de las aves con relación a la migración, ya que sugiere que parte del coste relacionado con las limitaciones temporales de la migración que afrontan los padres tras la reproducción, se transfiere ya a la descendencia durante sus primeras etapas de desarrollo en el nido.

Es importante recalcar que las plumas primarias alcanzan una masa similar en poblaciones migratorias y sedentarias, lo que es particularmente relevante porque los individuos migratorios invirtieron más recursos en las plumas primarias que en las plumas de la cola. Así, la asociación entre el residuo de la masa de las plumas primarias y de la cola mostró que las currucas capirotadas migratorias tuvieron plumas primarias relativamente más pesadas, mientras las sedentarias mostraron plumas de la cola relativamente más pesadas. Este resultado, junto con la variación entre poblaciones en la masa de las plumas primarias y de la cola, sugiere que las currucas capirotadas migratorias lo hacen lo mejor que pueden durante el desarrollo del plumaje. Así, invierten comparativamente más recursos en las plumas primarias que en las de la cola, pero dicha inversión diferencial no les permite producir mejores plumas primarias que las currucas sedentarias. Por ello, se deduce que las currucas capirotadas migratorias reducen la calidad de las plumas de la cola como un coste de la migración (lo que puede ser parcialmente explicado por una mayor inversión en las plumas primarias del ala), pero al menos evitan reducir la calidad de las plumas primarias en comparación con las aves sedentarias. Que la posesión de plumas menos pesadas en la cola supone un coste, se pone de manifiesto en el hecho de que las currucas capirotadas migratorias que tienen plumas más ligeras también muestran mayores cargas de parásitos (Pérez-Tris *et al.* 2002).

La correlación positiva entre los residuos de la masa de las plumas primarias y de la cola, refleja una variación individual en la calidad fenotípica que puede ser debida a diferencias entre individuos en la capacidad para adquirir recursos (Van Noordwijk y De Jong 1986, Capítulo 3). Continuando con el mismo razonamiento, el hecho de que las currucas capirotadas juveniles tengan plumas más ligeras que las adultas apoya la visión de que las diferencias en la capacidad de los individuos para adquirir recursos pueden ser una fuente principal de variación en la masa de las plumas. Los juveniles producen todas sus plumas simultáneamente, y la cantidad de recursos que ellos asignan a la producción de las plumas depende de la capacidad de sus padres para aportar alimento, y es también resultado de la competencia entre los pollos del nido por esos recursos (Trivers 1974). La posibilidad de que los juveniles afronten limitaciones más

drásticas que los adultos puede explicar la menor calidad del plumaje juvenil, que es un patrón general en las aves (Jenni y Winkler 1994).

La asignación diferencial de recursos estructurales entre diferentes partes del plumaje, y particularmente las preferencias en la inversión en plumas primarias, es más una norma que una excepción en las aves. Por ejemplo, las aves invierten más recursos en plumas primarias bajo condiciones de estrés y, haciendo esto, reducen la calidad de otros trectos del plumaje (Jovani y Blas 2004, Serrano y Jovani 2005). Igualmente, los ornamentos de las plumas han evolucionado de forma repetida en la cabeza de las aves, en las plumas internas del ala o en las colas, pero casi nunca afectan a las plumas de vuelo del ala (Balmford *et al.* 1993). La explicación más inmediata para conservar la calidad de las plumas del ala en aves es que las plumas primarias tienen una mayor relevancia funcional que otras plumas, porque proporcionan el empuje necesario y la sustentación durante el vuelo activo (Videler 2005). Ya que la supervivencia de las aves migratorias puede depender de su eficacia durante el vuelo (Sillet y Holmes 2002), la variación individual en la calidad de las primarias puede representar una gran oportunidad para la selección natural en las aves migratorias.

CAPÍTULO 6

EL COMPORTAMIENTO MIGRATORIO DETERMINA LAS PROPIEDADES MECÁNICAS DE LAS PLUMAS DE VUELO EN LA CURRUCA CAPIROTADA *SYLVIA ATRICAPILLA*

EL COMPORTAMIENTO MIGRATORIO DETERMINA LAS PROPIEDADES MECÁNICAS DE LAS PLUMAS DE VUELO EN LA CURRUCA CAPIROTADA *SYLVIA ATRICAPILLA*

RESUMEN

Las limitaciones temporales y fisiológicas durante el desarrollo del plumaje pueden reducir la cantidad de recursos disponibles para la síntesis de las plumas, comprometiendo su estructura y calidad. Sin embargo, ningún estudio ha evaluado si las restricciones de la migración afectan a la funcionalidad de las plumas de vuelo o, dada la importancia de estas para las aves que tienen que migrar, si los migrantes producen plumas con mejores propiedades mecánicas que las aves sedentarias. Para evaluar esta cuestión, se midió la resistencia a la flexión (RF) – una propiedad mecánica relevante en la aerodinámica del vuelo de las aves – de las plumas de vuelo del ala y de la cola en poblaciones migratorias y sedentarias de curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*). Se detectó que, tanto en las plumas del ala como en las de la cola, las curruccas capirotadas migratorias mostraron valores más altos de RF que las sedentarias. Sorprendentemente, estas diferencias en las propiedades mecánicas de las plumas no se explicaron únicamente por la variación entre individuos en los rasgos estructurales de las plumas que han sido sugeridos como principales determinantes de la RF, como la anchura del raquis o la masa de las plumas, sino que las curruccas capirotadas migratorias produjeron plumas con mejores propiedades mecánicas que las sedentarias a una cantidad similar de material invertido en las plumas. Este resultado sugiere la existencia de factores adicionales que mejoran el comportamiento mecánico de las plumas bajo las limitaciones de la migración.

INTRODUCCIÓN

Los organismos están sujetos a compromisos entre actividades que impiden maximizar la inversión de recursos en todas las funciones esenciales de sus ciclos vitales (Roff 1992, Stearns 1992). La selección natural favorece una asignación de recursos más intensa a aquellos procesos que contribuyen más a la eficacia biológica de los individuos, mientras otras actividades menos relevantes sufrirían la mayor parte de las limitaciones y costes derivados de dichos compromisos. En aves, la producción del plumaje (i.e. la muda y el desarrollo del plumaje juvenil) ha sido considerada una actividad secundaria que está limitada por otros eventos costosos del ciclo anual, señalándose la migración como un condicionante principal (Jenni y Winkler 1994, Svensson y Hedenström 1999, Meiri y Yom-Tov 2004).

La migración es un proceso costoso que implica compromisos fisiológicos con otras actividades, como la muda (Lindström *et al.* 1994, Jenni y Winkler 1994, Piersma *et al.* 2005, Bonier *et al.* 2007). En consecuencia, las aves migratorias tendrían un presupuesto más reducido de recursos para la producción de las plumas con relación a las aves sedentarias, lo que podría afectar a la funcionalidad del plumaje a través de un deterioro de la complejidad estructural y el tamaño de algunos elementos de las plumas, como la densidad de barbas y la anchura del raquis (Dawson *et al.* 2000, De la Hera *et al.* 2009). Dichos efectos negativos sobre la calidad de las plumas han sido registrados por medio de manipulaciones experimentales del fotoperiodo que simulan una muda limitada (Dawson *et al.* 2000, Dawson 2004, Serra *et al.* 2007), y han sido empleados para inferir las consecuencias de las restricciones de la migración sobre la funcionalidad de las plumas. Sorprendentemente, ningún estudio ha evaluado la variación en la calidad de las plumas con relación al comportamiento migratorio en poblaciones naturales, una cuestión relevante dada la importancia de un comportamiento adecuado de las plumas durante los vuelos migratorios. Además, la necesidad de un plumaje de alta calidad en las aves migratorias podría haber favorecido respuestas adaptativas específicas para compensar, e incluso incrementar, la calidad de las plumas de vuelo con relación a las aves no migratorias.

En este estudio, se emplearon plumas de vuelo del ala y de la cola de currucas capirotadas (*Sylvia atricapilla*), sobre las que se midió la resistencia a la flexión (RF; Weber *et al.* 2005), una propiedad mecánica esencial de las plumas durante el vuelo que depende principalmente de la inversión de material en las plumas (i.e. tamaño del raquis

y grosor de su cortex; Corning y Biewener 1998, Tubaro 2003). Aprovechando la presencia de individuos con diferente comportamiento migratorio en nuestra muestra, se comparó la RF entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias para explorar la relación entre migración y RF en poblaciones naturales. Además, se evaluó si dichas diferencias se pueden explicar por la variación en algunos rasgos de las plumas que han sido sugeridos como determinantes principales de la RF (i.e. la masa de las plumas y la anchura del raquis; Corning y Biewener 1998, Dawson *et al.* 2000); o, tras controlar por estos efectos, si las currucas capirotadas migratorias y sedentarias todavía mantienen diferencias. En tal caso, se podía plantear que la migración tendría consecuencias negativas adicionales sobre la función de las plumas, si la RF es menor en las currucas capirotadas migratorias que en las sedentarias; mientras que una mayor RF en las migratorias, apoyaría la visión alternativa de que la migración ha seleccionado una producción de plumas de alta calidad a una inversión similar de material en las plumas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio y métodos de campo

Se capturaron aves empleando redes japonesas entre septiembre de 2006 y marzo de 2007 en la región del Campo de Gibraltar, sur de la Península Ibérica (36°01'N, 5°36'W). En esta área, las currucas capirotadas migratorias provenientes de latitudes más septentrionales, y las sedentarias locales, coexisten durante los periodos de migración e invernada (Pérez-Tris y Tellería 2002). A cada curruca capirotada se le extrajo una pluma rectriz quinta y una primera primaria del ala (Jenni y Winkler 1994), que fueron guardadas en sobres de papel hasta el análisis en el laboratorio. Además, se midió la longitud de la octava primaria, la longitud de la cola, y las distancias desde la punta de las primarias 1 y 9 a la punta del ala. Estas medidas morfológicas fueron empleadas en un análisis de funciones discriminantes para asignar el comportamiento migratorio de cada curruca capirotada, ya que esta especie muestra una gran variación en estos rasgos entre individuos migratorios y sedentarios (Tellería y Carbonell 1999). Este método clasifica correctamente el comportamiento migratorio de casi todas las currucas capirotadas (más del 90%; Pérez-Tris *et al.* 1999, Anexo I), pero es importante

indicar que cualquier ave clasificada incorrectamente sólo reduciría la potencia estadística de nuestras comparaciones, haciendo el estudio conservador.

Durante el periodo de estudio se distinguió entre currucas capirotadas que tienen plumas de vuelo juveniles (i.e. plumaje juvenil), y currucas capirotadas que tienen un juego completo de plumas producidas durante la muda completa postreproductiva (i.e. plumaje adulto). Para ello, las aves fueron datadas considerando el color del iris y la presencia de dos generaciones de plumas, un carácter diagnóstico en las currucas capirotadas juveniles, que realizan una muda parcial del plumaje juvenil poco después de abandonar el nido, pero que no afecta casi nunca a las plumas de vuelo muestreadas (Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994). Se hizo la distinción entre plumaje adulto y juvenil porque se producen bajo diferentes condiciones de desarrollo (por ejemplo, síntesis simultánea de las plumas de vuelo en los juveniles, en comparación con el crecimiento secuencial de las plumas de los adultos; Jenni y Winkler 1994), lo que puede tener diferentes implicaciones sobre la estructura y calidad de las plumas.

Finalmente, se capturaron 553 currucas capirotadas de edad y comportamiento migratorio conocido, de las que 120 individuos fueron seleccionados aleatoriamente para los análisis de RF. La única condición en esta selección fue acumular el mismo tamaño muestral entre poblaciones y edades ($N = 30$).

Medidas de las plumas

La resistencia a la flexión (RF) es una propiedad mecánica fundamental de las plumas que transmite las fuerzas aerodinámicas al sistema músculo-esquelético durante el vuelo (Videler 2005, Weber *et al.* 2005). Se midió la RF dorsoventral de las plumas empleando un dispositivo específico incorporado a una máquina para el ensayo de materiales sólidos (MTS ® 810; véase Borgudd 2003, Weber *et al.* 2005). Cada análisis para el cálculo de la RF duró tres minutos por pluma y proporcionó medidas de la fuerza (variable dependiente) necesaria cada segundo y medio para doblar la pluma 0,05 mm (i.e. desplazamiento: variable independiente). Para ello, se insertó el cálamo de la pluma hasta el inicio del raquis en una abrazadera que fue recubierta de silicona para evitar daños sobre la pluma. La fuerza fue aplicada a 26 y 31 mm de la base del raquis para las primarias y rectrices respectivamente. Esta técnica proporciona 120 pares de datos (fuerza – desplazamiento) para cada pluma, que permitieron estimar la RF a partir de la pendiente de la línea de regresión entre fuerza ejercida y desplazamiento. Así, las

plumas con más RF tendrán una pendiente más pronunciada que las menos resistentes. Se evaluó la repetibilidad de la RF midiendo una segunda vez 20 individuos seleccionados aleatoriamente. La repetibilidad fue muy alta y significativa tanto para las primarias ($r_i = 0,78$; $F_{19,20} = 8,22$; $P < 0,001$) como para las plumas de la cola ($r_i = 0,80$; $F_{19,20} = 8,96$; $P < 0,001$).

La masa de las plumas y la anchura del raquis se han sugerido como determinantes principales de la RF, y Dawson y colaboradores (2000) encontraron una correlación significativa entre estos rasgos y la RF en los estorninos pintos *Sturnus vulgaris*. Para explorar la contribución de estos rasgos a las diferencias de RF en la curruca capirotada, se midió la masa de las plumas usando una balanza digital Mettler Toledo ® AG-245 (repetibilidad instrumental $0,01 \pm 0,02$ mg), y la anchura dorsoventral del raquis en su base empleando un calibre digital Mitutoyo ® 500 (resolución 0,01 mm). Asimismo, para controlar los posibles efectos del tamaño de la pluma sobre estos rasgos y los análisis de RF, también se midió la longitud total de las plumas usando el mismo calibre digital. Para evitar cualquier fuente de sesgo interpersonal, todas las medidas fueron tomadas por la misma persona.

Análisis estadísticos

Los datos fueron analizados empleando el módulo de Modelos Generales Lineales del programa STATISTICA (Statsoft 2002). En primer lugar, se evaluó si el comportamiento migratorio afecta a la RF de las plumas primarias y de la cola consideradas conjuntamente. Para ello, se efectuó un análisis multivariable de la covarianza (MANCOVA) incluyendo la RF de las plumas primarias y de la cola como variables dependientes; el sexo, la edad (o tipo de plumaje: adulto o juvenil) y el comportamiento migratorio como factores; y el número de días transcurrido desde el 1 de mayo hasta el día de la toma de la muestra de cada pluma como covariable (de aquí en adelante variable *día*). Esta última variable se incluyó como un estimador de la edad de las plumas desde su formación, que permite controlar posibles efectos de la fatiga mecánica sobre la RF (Borgudd 2003, Weber *et al.* 2005). Esta fecha, 1 de mayo, fue seleccionada porque en mayo se pueden encontrar los primeros juveniles de curruca capirotada en sus nidos, particularmente en las zonas más meridionales del área de distribución de la especie.

En segundo lugar, se evaluó separadamente para cada tipo de pluma (pluma primaria o de la cola) la contribución de sus rasgos estructurales a la variación respectiva en RF. En cada análisis, se incluyó la edad, el comportamiento migratorio y el sexo como factores; mientras el día, la longitud de la pluma, la anchura del raquis, y el residuo de la masa de la pluma sobre la longitud, fueron empleadas como covariables. Los residuos de la masa sobre la longitud se utilizaron, en lugar de la masa total de la pluma, porque proporcionan una medida de la complejidad estructural de la pluma independiente de su tamaño absoluto, mientras el tamaño de las plumas ya se encuentra representado por la longitud de la pluma. Así, los residuos positivos indican una mayor masa dada su longitud que los residuos negativos.

RESULTADOS

Tanto las plumas de la cola como las primarias redujeron su RF a medida que fueron recolectadas más tarde (β de los análisis de la F univariantes para el día fueron -0,249 y -0,397 para las plumas de la cola y primarias respectivamente; Tabla 1). También se detectó un efecto significativo de la edad sobre la RF, con las currucas capirotadas adultas mostrando mayor RF que las juveniles. Tras controlar por estos efectos, las currucas capirotadas migratorias tuvieron valores significativamente más altos de RF que las currucas capirotadas sedentarias (Tabla 1).

En los análisis para el cálculo de los residuos de la masa sobre la longitud de las plumas, la masa de las plumas estuvo significativamente correlacionada con su longitud tanto en las rectrices ($F_{1,118} = 100,13$; $P < 0,001$; $\beta = 0,678$), como en las primarias ($F_{1,118} = 106,57$; $P < 0,001$; $\beta = 0,689$). Los rasgos estructurales de las plumas explicaron parte de la variación en la RF de las plumas. Así, tanto en las plumas de la cola como en las del ala, las plumas más largas, con raquis más anchos y con residuos positivos de la masa sobre la longitud, fueron más resistentes a la flexión que las plumas cortas, con raquis estrechos y residuos negativos (Tabla 2). Una vez controlados estos efectos, las currucas capirotadas adultas mostraron valores mayores de RF que las juveniles, pero este resultado sólo fue significativo para las plumas de la cola (Tabla 2, Fig. 1). Curiosamente, las currucas capirotadas migratorias mantuvieron plumas más

resistentes que las sedentarias tras controlar los efectos de los rasgos estructurales de las plumas y otros factores (Tabla 2, Fig. 1).

	Wilks Lambda	F _{2,110}	P
Día	0,824	11,78	< 0,001
Sexo	0,984	0,88	0,418
Edad	0,740	19,35	< 0,001
Migración	0,895	6,43	0,002
Sexo × edad	0,983	0,97	0,382
Sexo × migración	0,990	0,58	0,564
Edad × migración	0,985	0,82	0,443
Triple interacción	0,997	0,15	0,865

Tabla 1. Resultados del análisis multivariable de la covarianza (MANCOVA) que analizó conjuntamente la RF de las plumas de la cola y del ala con relación al día, sexo, edad (adulto y juvenil) y comportamiento migratorio.

	Plumas de la cola			Plumas primarias		
	β	F _{1,108}	P	β	F _{1,108}	P
Día	-0,172	5,12	0,026	-0,180	9,07	0,003
Longitud de la pluma	0,188	6,09	0,015	0,378	40,06	< 0,001
Anchura del raquis	0,287	10,66	0,001	0,158	4,91	0,029
Residuo de la masa	0,198	6,71	0,011	0,460	46,91	< 0,001
Sexo		1,15	0,287		1,25	0,265
Edad		7,84	0,006		2,95	0,089
Migración		12,50	< 0,001		17,05	< 0,001
Sexo × edad		1,40	0,240		0,17	0,683
Sexo × migración		0,99	0,322		0,15	0,695
Plumaje × migración		0,03	0,853		0,01	0,923
Triple interacción		0,85	0,359		0,01	0,924

Tabla 2. Resultados de los modelos generales lineales que analizaron la RF de las plumas de la cola y primarias con relación al día, longitud de las plumas, anchura del raquis, complejidad estructural de la pluma (medida como los residuos de la masa de la pluma sobre su longitud), sexo, edad (juvenil o adulto) y comportamiento migratorio.

DISCUSIÓN

Las currucas capirotadas migratorias sintetizaron plumas con mejores propiedades mecánicas que las sedentarias tanto en el plumaje adulto como en el juvenil. Así, las limitaciones temporales y fisiológicas que se han sugerido que implica la migración (Jenni y Winkler 1994, Meiri y Yom-Tov 2004) no comprometieron el comportamiento mecánico de las plumas, como sugerían los experimentos en el laboratorio (Dawson *et al.* 2000, Hall y Fransson 2000, Serra *et al.* 2007). En consecuencia, este estudio confirma que los estudios de modificación del fotoperiodo, no pueden ser empleados para extrapolar los costes de las limitaciones de la migración sobre la calidad de las plumas en poblaciones naturales. Sorprendentemente, las currucas capirotadas migratorias son capaces de obtener plumas de mayor calidad que las sedentarias, probablemente porque la selección en favor de un buen comportamiento mecánico de las plumas será muy alto en aves que deben afrontar dos exigentes desplazamientos migratorios (Sillet y Holmes 2002, Bowlin y Wikelski 2008). De acuerdo con esto, se descarta la posibilidad de que el rápido crecimiento del plumaje en las currucas capirotadas migratorias con relación a las sedentarias pueda afectar al comportamiento mecánico de las plumas (Capítulo 3 y 4). Sin embargo, podrían producirse otro tipo de costes sobre el plumaje que no han sido evaluados en este estudio, como una menor resistencia al desgaste o una peor capacidad para la termorregulación (Nilsson y Svensson 1996, Dawson *et al.* 2000, Serra 2001).

Curiosamente, esta variación en la RF entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias no pudo ser explicada únicamente por las diferencias en los rasgos estructurales de las plumas. Este resultado es llamativo, ya que se ha sugerido que la RF depende principalmente de la anchura total del raquis y su cortex, y de los módulos de Young de la queratina de la pluma (Wainwright *et al.* 1976, Corning y Biewener 1998, Tubaro 2003). Sin embargo, esta última se considera similar entre y dentro de especies (Bonser y Purslow 1995, Bonser 1996). Por lo tanto, este estudio sugiere que la RF de las plumas puede ser mejorada a través de otros mecanismos que no requieren un aumento de la cantidad de material invertido en las plumas (Ennos *et al.* 1995), evitando el incremento en masa de las mismas. Esta posibilidad resulta especialmente interesante en las aves migratorias porque su capacidad para adquirir recursos para la producción de las plumas parece estar limitada temporal y fisiológicamente por la migración (Meiri y Yom-Tov 2004, Piersma *et al.* 2005).

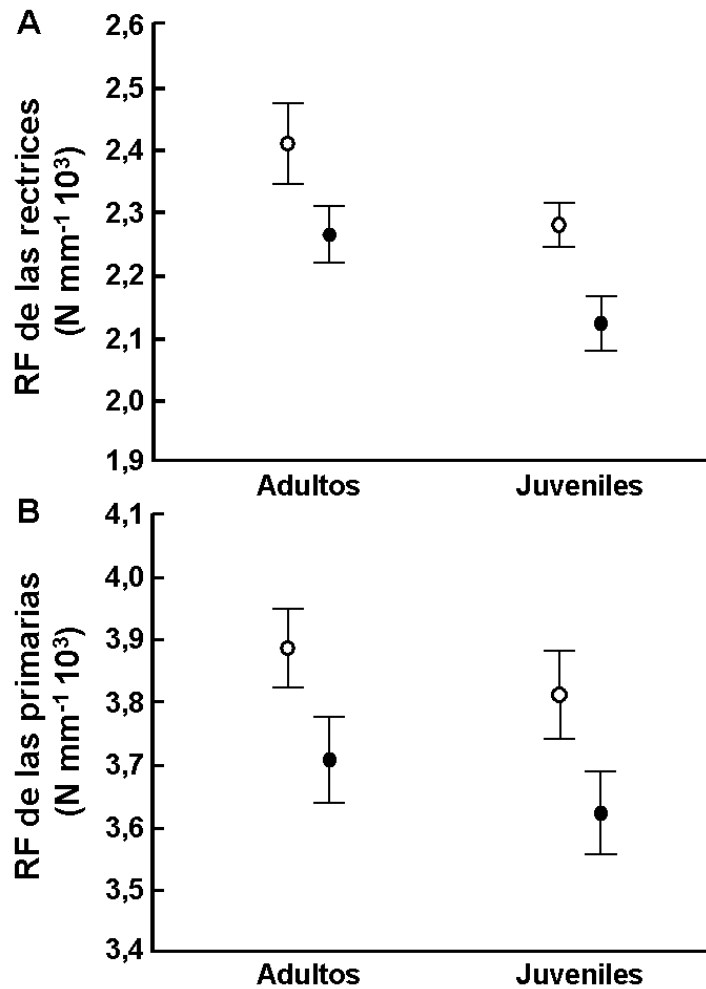


Figura 1. Variaciones en la RF de las plumas rectrices de la cola (A) y primarias del ala (B) entre poblaciones migratorias (círculos blancos) y sedentarias (puntos negros), y edades (adultos y juveniles). Los gráficos muestran medias (ajustadas por los efectos de la Tabla 2) y errores estándar.

Los resultados también mostraron que las plumas adultas tienen valores más altos de RF que las plumas juveniles tras controlar por sus rasgos estructurales, sugiriendo un efecto adicional de la edad sobre la calidad de las plumas. Sin embargo, dicho efecto podría estar confundido por el hecho de que las plumas de vuelo adultas son sintetizadas entre uno y dos meses más tarde que las plumas juveniles (Shirihai *et al.* 2001), una circunstancia que no pudo ser controlada en este estudio. En consecuencia, la síntesis asincrónica de ambos plumajes representa una explicación alternativa para las diferencias entre plumajes en la RF, ya que las plumas juveniles mostrarían una mayor fatiga mecánica que las adultas (Weber *et al.* 2005). Aunque también podrían existir ligeras diferencias fenológicas en la producción del plumaje

entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias, la fatiga mecánica no parece una interpretación factible para la variación entre poblaciones en la RF. De hecho, sería esperable una mayor fatiga mecánica en las currucas capirotadas migratorias con relación a las sedentarias en el periodo de toma de las muestras, porque las plumas de las primeras habrían sufrido el desgaste mecánico que supone la migración otoñal.

En definitiva, este estudio pone de manifiesto el desconocimiento sobre los factores que determinan las propiedades mecánicas de las estructuras biológicas y, en particular, de las plumas. Así, se mostró que la RF no sólo depende de la cantidad de material invertido en las plumas (Corning y Biewener 1998, Tubaro 2003), sino que también puede estar afectado por otros factores adicionales que deberían ser estudiados en el futuro (Ennos *et al.* 1995). Además, dadas las limitaciones temporales y fisiológicas que supone la migración sobre la producción del plumaje, y la necesidad de plumas con un comportamiento mecánico adecuado durante el vuelo, los migrantes podían haber desarrollado mecanismos para obtener plumas de alta calidad minimizando la inversión en material, una estrategia que podía ser una respuesta generalizada en aves migratorias (Piersma *et al.* 2005, Hedenström 2008).

BIBLIOGRAFÍA

- Alerstam, T. & Högstedt, G. 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding. *Ornis Scandinavica*, 13: 25-37.
- Alerstam, T. 1990. *Bird migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Aparicio, J.M., Bonal, R. & Cordero, P.J. 2003. Evolution of the structure of tail feathers: implications for the theory of sexual selection. *Evolution*, 57: 397-405.
- Balmford, A., Thomas, A.L.R. & Jones, I.L. 1993. Aerodynamics and the evolution of long tails in birds. *Nature*, 361: 628-631.
- Barta, Z., McNamara, J.M., Houston, A.I., Weber, T.P., Hedenström, A. & Feró, O. 2008. Optimal moult strategies in migratory birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363: 211-229.
- Bearhop, S., Fiedler, W., Furness, R.W., Votier, S.C., Waldron, S., Newton, J., Bowen, G.J., Berthold, P. & Farnsworth, K. 2005. Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science*, 310: 502-504.
- Bennett, P.M. & Owens, I.P.F. 2002. *Evolutionary Ecology of Birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Bensch, S., Hasselquist, D., Hedenström, A. & Ottosson, U. 1991. Rapid moult among Palaearctic passerines in West-Africa- an adaptation to the oncoming dry season? *Ibis*, 133: 47-52.
- Bensch, S. & Grahn, M. 1993. A new method for estimating individual speed of molt. *Condor*, 95: 305-315.
- Berthold, P., Helbig, A.J., Mohr, G. & Querner, U. 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature*, 360: 668-669.
- Berthold, P. 1996. *Control of bird migration*. Chapman and Hall, London.
- Berthold, P., Gwinner, E. & Sonnenschein, E. 2003. *Avian migration*. Springer-Verlag, Berlin.
- Bonier, F., Martin, P.R., Jensen, J.P., Butler, L.K., Ramenofsky, M. & Wingfield, J.C. 2007. Pre-migratory life history stages of juvenile arctic birds: Costs, constraints, and trade-offs. *Ecology*, 88: 2729-2735.
- Bonser, R.H.C. & Purslow, P.P. 1995. The Young's modulus of feather keratin. *Journal of Experimental Biology*, 198: 1029-1033.

- Bonser, R.H.C. 1996. The mechanical properties of feather keratin. *Journal of Zoology*, 239: 477–484.
- Borgudd, J. 2003. *Mechanical properties of bird feathers: influence of UV-radiation and mechanical fatigue*. Lund Technical University, Report TVSM-5121.
- Borrás, A., Cabrera, T., Cabrera, J. & Senar, J.C. 2004. Interlocality variation in speed of moult in the Citril Finch *Serinus citrinella*. *Ibis*, 146: 14-17.
- Bowlin, M. S. & Wikelski, M. 2008. Pointed wings, low wingloading and calm air reduce migratory flight costs in songbirds. *PloS ONE*, 3: e2154.
- Brodin, A. 1993. Radio-ptilochronology tracing radioactively labelled food in feathers. *Ornis Scandinavica*, 24: 167-173.
- Buchanan, K.L. 2000. Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 156-160.
- Carbonell, R. & Tellería, J.L. 1999. Feather traits and ptilochronology as indicators of stress in Iberian Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Bird Study*, 46: 243-248.
- Carlson, A. 1998. Territory quality and feather growth in the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*. *Journal of Avian Biology*, 29: 205-207.
- Carrascal, L.M. & Polo, V. 2006. Effects of wing area reduction on winter body mass and foraging behaviour in coal tits: field and aviary experiments. *Animal Behaviour*, 72: 663-672.
- Corning, W.R. & Biewener, A.A. 1998. In vivo strains in the pigeon flight feather shafts: implications for structural design. *Journal of Experimental Biology*, 201: 3057-3065.
- Cox, G.W. 1985. The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the new world. *American Naturalist*, 126: 451-474.
- Cramp, S. 1992. *The birds of the Western Palaearctic* (Vol. 6). Oxford University Press, Oxford.
- Cuthill, I.C. & Houston, A.I. 1997. *Managing time and energy*. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford: 97–120.
- Dawson, A., Hinsley, S.A., Ferns, P.N., Bonser, R.H.C. & Eccleston, L. 2000. Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 2093-2098.

- Dawson, A. 2004. The effects of delaying the start of moult on the duration of moult, primary feather growth rates and feather mass in Common Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis*, 146: 493-500.
- De Kort, S.R. & Clayton, N. 2006. An evolutionary perspective on caching by corvids. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 273: 417-423.
- Dunning, J.B. 1993. *CRC handbook of avian body masses*. CRC Press, Orlando.
- Ennos, A.R., Hickson, J.R.E. & Roberts, A. 1995. Functional morphology of the vanes of the flight feathers of the pigeon *Columba livia*. *Journal of Experimental Biology*, 198: 1219-1228.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125: 1-15.
- Fiedler, W. 2005. Ecomorphology of the external flight apparatus of Blackcap (*Sylvia atricapilla*) with different migratory behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1046: 253-263.
- Figuerola, J. & Jovani, R. 2001. Ecological correlates in the evolution of moult strategies in Western Palearctic passerines. *Evolutionary Ecology*, 15: 184-192.
- Garland, T., Harvey, P.H. & Ives, A.R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology*, 41: 18-32.
- Garland, T., Dickerman, A.W., Janis, C.M. & Jones, J.A. 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Systematic Biology*, 229: 133-151.
- Gill, F.B., Slikas, B. & Sheldon, F.H. 2005. Phylogeny of titmice (Paridae): II. Species relationships based on sequences of the mitochondrial cytochrome-B gene. *Auk*, 122: 121-143.
- Ginn, H.B. & D.S. Melville. 1983. *Moult in birds*. BTO, Tring.
- Grapputo, A., Pilastro, A., Baker, A. J. & Marin, G. 2001. Molecular evidence for phylogenetic relationships among buntings and American sparrows (Emberizidae). *Journal of Avian Biology*, 32: 95-101.
- Grubb, T.C.Jr. 1989. Ptilochronology: feather growth bars as indicators of nutritional status. *Auk*, 106: 314-320.
- Grubb, T.C.Jr. 2006. *Ptilochronology. Feather time and the biology of birds*. Oxford University Press, Oxford.

- Hall, K.S.S. & Fransson, T. 2000. Lesser Whitethroats under time-constraint moult more rapidly and grow shorter wing feathers. *Journal of Avian Biology*, 31: 583-587.
- Hall, K.S.S. & Fransson, T. 2001. Wing moult in relation to autumn migration in adult Common Whitethroats *Sylvia communis communis*. *Ibis*, 143: 580-586.
- Hall, K.S.S. & Tullberg, B.S. 2004. Phylogenetic analyses of the diversity of moult strategies in Sylviidae in relation to migration. *Evolutionary Ecology*, 18: 85-105.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Haukioja, E. 1971. Flightlessness in some moulting passerines in Northern Europe. *Ornis Fennica*, 48: 101-116.
- Hedenström, A., Lindström, Å. & Pettersson, J. 1995. Interrupted moult of adult Willow warblers *Phylloscopus trochilus* during autumn migration through Sweden. *Ornis Svecica*, 5: 69-74.
- Hedenström, A. & Alerstam, T. 1998. How fast can birds migrate? *Journal of Avian Biology*, 29: 424-432.
- Hedenström, A. 2008. Adaptations to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 363: 287-299.
- Hemborg, C. & Lundberg, A. 1998. Costs of overlapping reproduction and moult in passerine birds: an experiment with the pied flycatcher. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 43: 19-23.
- Holmgren, N. & Hedenström, A. 1995. The scheduling of molt in migratory birds. *Evolutionary Ecology*, 9: 354-368.
- Jenni, L. & Winkler, R. 1994. *Moult and ageing of European Passerines*. Academic Press, London.
- Jovani, R. & Blas, J. 2004. Adaptive allocation of stress-induced deformities on bird feathers. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 294-301.
- Kjellén, N. 1994. Moult in relation to migration in birds: a review. *Ornis Svecica*, 4: 1-21.
- Lindström, A., Visser, G.H. & Daan, S. 1993. The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiological Zoology*, 66: 490-510.

- Lindström, A., Dann, S. & Visser, G.H. 1994. The conflict between molt and migratory fat deposition: a photoperiodic experiment with bluethroats. *Animal Behaviour*, 48: 1173-1181.
- Marra, P.P., Hobson, K.A. & Holmes, R.T. 1998. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science*, 282: 1884-1886.
- Martins, E.P. & Garland, T. 1991. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: a simulation study. *Evolution*, 45: 534-557.
- Meiri, S. & Yom-Tov, Y. 2004. Ontogeny of large birds: migrants do it faster. *Condor*, 106: 540-548.
- Merilä, J. & Hemborg, C. 2000. Fitness and feather wear in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Journal of Avian Biology*, 31: 504-510.
- Metcalfe, N.B. & Monaghan, P. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 254-260.
- Moreau, R.E. 1972. *The Palearctic-African bird migration systems*. Academic Press, New York.
- Nilsson, J.-A. & Svensson, E. 1996. The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 711-714.
- Norris, D.R., Marra, P.P., Montgomerie, R., Kyser, T.K. & Ratcliffe, L.M. 2004. Reproductive effort, moulting latitude, and feather color in a migratory songbird. *Science*, 306: 2249-2250.
- Pagel, M. 1993. Seeking the evolutionary regression coefficient: an analysis of what comparative methods measure. *Journal of Theoretical Biology*, 164: 191-205.
- Pan, Q-W., Lei, F.M., Yin, Z-H., Kristin, A. & Kanuch, P. 2007. Phylogenetic relationships between *Turdus* species: mitochondrial cytochrome b gene analysis. *Ornis Fennica*, 84: 1-11.
- Pap, P.L., Barta, Z., Tökölyi, J. & Vágási, C.I. 2007. Increase of feather quality during moult: a possible implication of feather deformities in the evolution of partial moult in the great tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 38: 471-478.
- Pérez-Tris, J., Carbonell, R. & Tellería, J.L. 1999. A method for differentiating between sedentary and migratory Blackcaps *Sylvia atricapilla* in wintering areas of southern Iberia. *Bird Study*, 46: 299-304.

- Pérez-Tris, J. & Tellería, J.L. 2002 Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology*, 71: 211-224.
- Pérez-Tris, J., Carbonell, R. & Tellería, J.L. 2002. Parasites and the blackcap's tail: implications for the evolution of feather ornaments. *Biological Journal of Linnean Society*, 76: 481-492.
- Pérez-Tris, J., Bensch, S., Carbonell, R., Helbig, A.J. & Tellería, J.L. 2004. Historical diversification of migration patterns in a passerine bird. *Evolution*, 58: 1819-1832.
- Piersma, T., Pérez-Tris, J., Mouritsen, H., Bauchinger, U. & Bairlein, F. 2005. Is there a "migratory syndrome" common to all migrant birds? *Annals of New York Academy of Sciences*, 1046: 282-293.
- Price, T. 1997. Correlated evolution and independent contrasts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 352: 519-529.
- Pulido, F., Berthold, P., Mohr, G. & Querner, U. 2001. Heritability of the timing of autumn migration in a natural bird population. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 953-959.
- Pulido, F. & Coppack, T. 2004. Correlation between timing of juvenile moult and onset of migration in the blackcap *Sylvia atricapilla*. *Animal Behaviour*, 68: 167-173.
- Pulido, F. & Widmer, M. 2005. Are long-distance migrants constrained in their evolutionary response to environmental change? Causes of variation in the timing of autumn migration in a blackcap (*Sylvia atricapilla*) and two garden warbler (*Sylvia borin*) populations. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1046: 1-14.
- Ricklefs, R.E. & Starck, J.M. 1996. Applications of phylogenetically independent contrasts: a mixed progress report. *Oikos*, 77: 167-172.
- Robertson, G.J., Cooke, F., Goudie, R.I. & Boyd, W.S. 1998. Moults speed predicts pairing success in male harlequin ducks. *Animal Behaviour*, 55:1677-1684.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories*. Chapman and Hall, New York.
- Rohlf, F.J., Chang, W.S., Sokal, R.R. & Kim, J. 1990. Accuracy of estimated phylogenies: effects of tree topology and evolutionary model. *Evolution*, 44: 1671-1684.
- Rohwer, S., Butler, L.K. & Froehlich, D.R. 2005. *Ecology and demography of east-west differences in molt scheduling of neotropical migrant passerines*. In: Greenberg, R. & Marra, P.P. (eds.) *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 87-105.

- Rothery, P. & Newton, I. 2002. A simple method for estimating timing and duration of avian primary moult using field data. *Ibis*, 144: 526-528.
- Salewski, V., Altwegg, R., Erni, B., Falk, K.H., Bairlein, F. & Leisler, B. 2004. Moulting of three Palaearctic migrants in their West African wintering quarters. *Journal of Ornithology*, 145: 109-116.
- Senar, J.C., Copete, J.L. & Martin, A.J. 1998. Behavioural and morphological correlates of variation in the extent of postjuvenile moult in the siskin *Carduelis spinus*. *Ibis*, 140: 661-669.
- Serra, L. 2001. Duration of primary moult affects primary quality in grey plovers *Pluvialis squatarola*. *Journal of Avian Biology*, 32: 377-380.
- Serra, L., Griggio, M., Licheri, D. & Pilastro, A. 2007. Moulting speed constrains the expression of a carotenoid-based sexual ornament. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 2028-2034.
- Serrano, D. & Jovani, R. 2005. Adaptive fault bar distribution in a long distance migratory, aerial forager passerine? *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 455-461.
- Shirihai, H., Gargallo, G. & Helbig, A.J. 2001. *Sylvia warblers*. Princeton University Press, Princeton.
- Sillet, T.S. & Holmes, R.T. 2002. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *Journal of Animal Ecology*, 71: 296-308.
- StatSoft Inc. 2002. *STATISTICA user manual*. StatSoft Inc., Tulsa.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Svensson, L. 1992. *Identification guide to European Passerines*. L. Svensson, Stockholm.
- Svensson, E. & Hedenström, A. 1999. A phylogenetic analysis of the evolution of moulting strategies in Western Palearctic warblers (Aves: Sylviidae). *Biological Journal of Linnean Society*, 67: 263-276.
- Swaddle, J.P., Witter, M.S., Cuthill, I.C., Budden, A. & McCowen, P. 1996. Plumage condition affects flight performance in common starlings: implications for developmental homeostasis, abrasion and moult. *Journal of Avian Biology*, 27: 103-111.
- Telleria, J.L. & Carbonell, R. 1999. Morphometric variation of five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Journal of Avian Biology*, 30: 63-71.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14: 249-264.

- Tubaro, P.L. 2003. A comparative study of aerodynamic function and flexural stiffness of outer tail feathers in birds. *Journal of Avian Biology*, 34: 243-250.
- Underhill, L.G. & Zucchini, W. 1988. A model for avian primary moult. *Ibis*, 130: 358-372.
- Underhill, L.G., Prys-Jones, R.P., Dowsett, R.J., Herroelen, P., Johnson, D.N., Lawn, M.R., Norman, S.C., Pearson, D.J. & Tree, A.J. 1992. The biannual primary moult of willow warblers *Phylloscopus trochilus* in Europe and Africa. *Ibis*, 134: 286-297.
- Van Noordwijk, A.J. & De Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist*, 128: 137-142.
- Videler, J. J. 2005. *Avian flight*. Oxford University Press, Oxford.
- Wainwright, S.A., Biggs, W.D., Currey, J.D. & Gosline, J.M. 1976. *Mechanical design in organisms*. Princeton University Press, Princeton.
- Weathers, W.W. & Siegel, R.B. 1995. Body size establishes the scaling of avian postnatal metabolic rate: an interspecific analysis using phylogenetically independent contrasts. *Ibis*, 137: 532-542.
- Weber, T.P., Borguud, J., Hedenström, A., Persson, K. & Sandberg, G. 2005. Resistance of flight feathers to mechanical fatigue covaries with moult strategy in two warbler species. *Biology Letters*, 1: 27-30.
- Wernham, C.V., Toms, M.P., Marchant, J.H., Clark, J.A., Siriwardena, G.M. & Baillie, S.R. (eds.). 2002. *The migration atlas: movements of the birds of Britain and Ireland*. T. and A.D. Poyser, London.
- Williams, E.V. & Swaddle, J.P. 2003. Moult, flight performance and wingbeat kinematics during take-off in European starlings *Sturnus vulgaris*. *Journal of Avian Biology*, 34: 371-378.

ANEXO I

UNA PRUEBA DE LA VALIDEZ DE LOS ANÁLISIS DE FUNCIONES DISCRIMINANTES PARA DIFERENCIAR AVES POR SUS RASGOS MORFOLÓGICOS: EL CASO DE LAS CURRUCAS CAPIROTADAS (*SYLVIA ATRICAPILLA*) MIGRATORIAS Y SEDENTARIAS INVERNANTES EN EL SUR IBÉRICO

DE LA HERA, I., PÉREZ-TRIS, J. & TELLERÍA, J.L. 2007. Testing the validity of discriminant function analyses based on bird morphology: the case of migratory and sedentary blackcaps (*Sylvia atricapilla*) wintering in southern Iberia. *Ardeola*, 54: 81-91.

UNA PRUEBA DE LA VALIDEZ DE LOS ANÁLISIS DE FUNCIONES DISCRIMINANTES PARA DIFERENCIAR AVES POR SUS RASGOS MORFOLÓGICOS: EL CASO DE LAS CURRUCAS CAPIROTADAS (*SYLVIA ATRICAPILLA*) MIGRATORIAS Y SEDENTARIAS INVERNANTES EN EL SUR IBÉRICO

RESUMEN

Objetivos: Este estudio propone una nueva aproximación para examinar la validez de los análisis de funciones discriminantes (AFD) utilizados para separar grupos de aves a partir de sus diferencias morfológicas, usando como modelo las poblaciones migratorias y sedentarias de curruca capirotada *Sylvia atricapilla* invernantes en el sur de la Península Ibérica.

Área de estudio: Durante cinco veranos, entre 1997 y 2005, se capturaron currucas capirotadas migratorias en Álava y Madrid, y currucas capirotadas sedentarias en el Campo de Gibraltar. En esta última área, también se estudiaron individuos durante nueve inviernos (1997-2006), durante el periodo en que las currucas migratorias y sedentarias coinciden en simpatría.

Métodos: A partir de los rasgos morfológicos (longitud y forma del ala y longitud de la cola) de los individuos reproductores ibéricos, cuyo comportamiento migratorio es conocido, se realizó un AFD para distinguir las currucas capirotadas migratorias de las sedentarias. Posteriormente, se valoró si dicho método seguía siendo válido durante el invierno, para lo cual se siguieron dos aproximaciones complementarias. En primer lugar, se determinó el porcentaje de clasificaciones correctas durante el invierno de aves anilladas que pudieron ser identificadas inequívocamente como sedentarias, por haber sido controladas en la misma zona en ambas estaciones. En segundo lugar, se compararon las probabilidades posteriores de clasificación (P_C , derivadas del AFD) de las aves clasificadas como migratorias y como sedentarias en ambas estaciones.

Resultados: El AFD clasificó correctamente el 88% de las currucas capirotadas capturadas en verano, siendo igualmente eficaz durante el invierno, como puso de manifiesto la clasificación correcta de 20 de las 21 currucas capirotadas invernantes identificadas como sedentarias (por haber sido controladas en ambas estaciones). La P_C

aumentó durante el invierno en las aves clasificadas como migratorias, debido a la llegada al sur de la Península Ibérica de aves nortañas con rasgos morfológicos de tipo migratorio más acentuados que los de las poblaciones migratorias ibéricas. Sin embargo, los individuos clasificados como sedentarios mostraron similares valores de P_C en ambas estaciones, como cabía esperar dado que permanecen en la zona durante todo el año.

Conclusiones: El AFD basado en la diferenciación morfológica existente entre curruca capirotadas migratorias y sedentarias reproductoras ibéricas sigue clasificando las aves correctamente durante el invierno, momento en el que su uso es pertinente. En este trabajo se demuestra que el análisis de las P_C es una prueba útil para valorar si los AFD mantienen su eficacia durante los periodos del año en los que es imposible comprobar directamente si las clasificaciones son correctas. Por ello, se sugiere su uso rutinario por parte de los ornitólogos que utilizan AFD en sus investigaciones.

INTRODUCCIÓN

Gran parte de los conocimientos en ornitología dependen de métodos que permiten a los investigadores distinguir entre grupos de aves, como sexos, aves con diferentes comportamientos migratorios, o especies crípticas (Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994, Pérez-Tris *et al.* 1999, Bensch *et al.* 2002). Muchos estudios sobre aves se han beneficiado considerablemente de los análisis de funciones discriminantes (AFD) basados en rasgos morfológicos. Habitualmente, estos métodos se desarrollan en los periodos de tiempo en los que los grupos a diferenciar son fáciles de distinguir, por ejemplo los dos sexos durante el periodo de reproducción (Svensson 1992), o aves con diferentes comportamientos migratorios cuando ocupan sus áreas respectivas de reproducción (Copete *et al.* 1999, Pérez-Tris *et al.* 1999, 2000). A pesar de que los marcadores moleculares o las relaciones isotópicas pueden ayudar a identificar el sexo, las especies, o el origen geográfico de las aves (Griffiths 1998, Webster *et al.* 2002, Hobson *et al.* 2004, Bearhop *et al.* 2005), dichas técnicas no son fácilmente accesibles para muchos ornitólogos. En consecuencia, los AFD basados en rasgos morfológicos son todavía ampliamente empleados para distinguir entre grupos de aves (Copete *et al.* 1999, Pérez-Tris *et al.* 1999, 2000, Martín *et al.* 2000).

Los métodos de AFD basados en diferencias morfológicas entre grupos necesitan ser validados sobre individuos distintos a los empleados para desarrollarlos. El procedimiento habitual para validar estas técnicas consiste en acumular dos muestras independientes de individuos: una para desarrollar los AFD, y otra para estimar su validez. Ambas muestras son obtenidas al mismo tiempo, y cuando los individuos pueden ser asignados a cada grupo, de manera que se conoce inequívocamente a qué grupo pertenecen todos los individuos. De esta forma, es posible asignar el porcentaje de clasificaciones correctas. Sin embargo, rara vez se ha examinado si los AFD funcionan todavía bien cuando la identidad de los individuos no se conoce de antemano, lo que impide estimar la fiabilidad del método en los momentos en los que, precisamente, su uso es pertinente.

El problema con la clasificación de las aves a partir de diferencias morfológicas puede ser particularmente relevante si los rasgos empleados para separar entre grupos cambian estacionalmente. Por ejemplo, rasgos usados habitualmente como el tamaño de las plumas, el color, o la masa corporal pueden cambiar debido a la muda, el desgaste del plumaje o a ajustes fisiológicos (Blem 1990, Jenni y Winkler 1994). Esta

circunstancia puede comprometer el uso de los AFD cuando son desarrollados y aplicados en diferentes momentos del año. Aunque, en muchos casos, éste puede ser un problema importante, no suele ser reconocido y, menos aún, ha sido evaluado explícitamente.

Este estudio propone un procedimiento indirecto para estimar la validez de los AFD, que se basa en las probabilidades posteriores de clasificación (P_C) derivadas de los propios AFD. La P_C representa la probabilidad de que un individuo concreto pertenezca a un grupo específico dada su morfología. Para cada grupo, se puede determinar la ubicación del punto que representa la media de todas las variables en el espacio multivariante definido por los rasgos morfológicos (llamados centroides del grupo). La probabilidad de que un individuo pertenezca a un grupo es inversamente proporcional a la distancia desde su ubicación en el espacio multivariable al centroide de dicho grupo (distancia medida a partir de la distancia de Mahalanobis que considera las correlaciones entre variables; Statsoft 2002). Así, las aves son asignadas al grupo para el que tienen una mayor P_C , pero dichas asignaciones serán hechas con probabilidad variable, que en caso de existir solo dos grupos variaría entre $P_C \approx 0,5$ (cuando los errores en la clasificación son más probables), y $P_C \approx 1$ (cuando las clasificaciones incorrectas son extremadamente improbables). Lo ideal sería que los AFD clasificaran a los individuos de grupo desconocido con igual o mayor P_C que la observada sobre los individuos empleados para desarrollar las funciones. Sin embargo, los cambios morfológicos estacionales pueden hacer que los individuos sean asignados a los grupos con diferentes P_C en diferentes momentos del año, por lo que la posibilidad de que un AFD desarrollado en una estación determinada pueda no ser empleado en otras estaciones, debería ser cuidadosamente considerada.

Para ilustrar y valorar los problemas descritos arriba, se empleó como caso de estudio la diferenciación entre curruccas capirotadas *Sylvia atricapilla* migratorias y sedentarias en una área de invernada de coincidencia en simpatria en el sur de la Península Ibérica (Pérez-Tris *et al.* 1999). Muchas especies de aves tienen poblaciones sedentarias en la Península Ibérica, que coexisten durante el invierno con un gran contingente de invernantes procedentes del centro y norte de Europa (Pérez-Tris y Santos 2004). Las curruccas capirotadas se han convertido en un modelo de estudio de las interacciones entre conoespecíficos migratorios y sedentarios en las áreas de coincidencia en simpatria durante el invierno (Pérez-Tris y Tellería 2002). Esta especie es un paseriforme forestal muy común en el Paleártico, donde muestra una gran

diversidad de patrones de migración. Así, existen desde poblaciones con migraciones de larga distancia en el norte de Europa, hasta poblaciones completamente sedentarias en las áreas meridionales de la cuenca del Mediterráneo (Shirihai *et al.* 2001). Las currucas capirotadas migratorias tienen alas más largas y apuntadas, y colas más cortas que las currucas capirotadas sedentarias (Tellería y Carbonell 1999, Fiedler 2005), lo que hace posible desarrollar un AFD para diferenciar entre ambos tipos de poblaciones durante sus periodos de coincidencia en simpatria durante el invierno (Pérez-Tris *et al.* 1999). Dicho AFD se desarrolló usando currucas capirotadas ibéricas, que tienen unos rasgos morfológicos menos migratorios que las currucas capirotadas del norte de Europa (Tellería y Carbonell 1999, Fiedler 2005). Así, el método podría funcionar mejor durante el invierno (que es cuando las aves necesitan ser clasificadas mediante la morfología) que durante el verano, ya que las currucas capirotadas norteñas que llegan a la Península Ibérica en invierno tienen alas más largas y apuntadas que las currucas capirotadas migratorias reproductoras ibéricas. Sin embargo, también es posible que las medidas corporales muestren cambios alométricos latitudinales, causando una distorsión de la matriz de correlación de las variables morfológicas consideradas, lo que podría perjudicar seriamente la fiabilidad del AFD durante el invierno. Por ejemplo, las currucas capirotadas norteñas tienen colas relativamente más largas que las currucas capirotadas migratorias ibéricas (Tellería y Carbonell 1999, Fiedler 2005). A su vez, si el AFD desarrollado a partir de currucas capirotadas reproductoras ibéricas funciona mejor o peor con aves invernantes no ha sido evaluado explícitamente.

En este estudio, para valorar la idoneidad de los AFD para distinguir entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias durante el invierno, primero se crearon nuevas funciones discriminantes basadas en la morfología relacionada con el vuelo (longitud del ala, forma del ala y longitud de la cola) de currucas capirotadas ibéricas. En esta ocasión se empleó una base de datos más completa que la utilizada con anterioridad (Pérez-Tris *et al.* 1999). Posteriormente, el AFD resultante se utilizó para asignar el comportamiento migratorio de las currucas capirotadas invernantes. La utilidad del método se evaluó observando directamente el porcentaje de clasificaciones correctas en aves sedentarias invernantes, que pudieron ser identificadas inequívocamente como tales a través de recuperaciones de anillamiento. Esta aproximación se complementó con un análisis de las Pc derivadas del modelo, que se usaron para valorar la capacidad del método para clasificar correctamente a las aves migratorias durante los periodos de invernada en simpatria.

MATERIAL Y MÉTODOS

Obtención de las funciones discriminantes

Las curruccas capirotadas de comportamiento migratorio conocido fueron capturadas con redes japonesas durante la estación de reproducción (entre mayo y agosto, *verano* de aquí en adelante, de 1997, 1998, 1999, 2004 y 2005) en tres localidades de la Península Ibérica. Las curruccas capirotadas migratorias (N = 245) fueron muestreadas en Álava (norte de España) y Madrid (centro de España), mientras las aves sedentarias (N = 226) se capturaron en la región del Campo de Gibraltar en el sur de España (para más detalles de las localidades de estudio, véase Carbonell y Tellería 1998).

De cada ave se tomaron tres medidas morfológicas que muestran variación con relación al comportamiento migratorio de las curruccas capirotadas: longitud del ala, apuntamiento alar y longitud de la cola. Las curruccas capirotadas migratorias tienen alas más largas y apuntadas, y colas proporcionalmente más cortas, que las curruccas capirotadas sedentarias (Tellería y Carbonell 1999). La longitud de la octava primaria (numeradas desde la más interna) se empleó como un sustituto de la longitud del ala, ya que la longitud de esta pluma es más fácil de medir que la cuerda máxima del ala (Jenni y Winkler 1989). Para una mayor simplicidad, la diferencia entre las distancias primarias P1 y P9 se empleó como una medida del apuntamiento alar (P1 y P9 son, respectivamente, las distancias desde el extremo de las primarias 1 y 9 a la punta del ala). La cola fue medida desde su base al extremo de las plumas rectrices, con estas plumas aplastadas y extendidas sobre la regla de medición. Todas las medidas fueron tomadas con 0,5 mm de precisión. Los individuos con plumas en crecimiento o con daños severos en las plumas no fueron medidos.

Las curruccas capirotadas no pueden ser sexadas por el plumaje antes de la muda postjuvenil, y muchas aves totalmente desarrolladas en verano son difíciles de datar como aves de segundo año – que todavía conservan las plumas de vuelo juveniles – o aves de mayor edad (Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994). Sin embargo, la variación entre sexos y clases de edad en los rasgos estudiados fue pequeña y no significativa (Tabla 1). Además, esas diferencias son despreciables en comparación con las diferencias entre aves con diferentes comportamientos migratorios (Tabla 1). Por lo tanto, la variación entre sexos y edades no fue considerada en los AFD, lo que simplificó el método, y permitió incluir las aves no datadas o sexadas en los análisis. El

AFD fue llevado a cabo usando los mismos procedimientos empleados por Pérez-Tris y colaboradores (1999).

	Cola		Octava primaria		Apuntamiento alar	
	F _{1,176}	P	F _{1,176}	P	F _{1,176}	P
Sexo	0,58	0,45	1,69	0,20	0,01	0,91
Edad	0,01	0,93	3,22	0,074	0,76	0,38
Población	6,03	0,015	39,44	<0,0001	56,9	<0,0001

Tabla 1. Resultados del ANOVA que compara la longitud de la cola, la longitud de la octava primaria, y el apuntamiento alar (índice P1-P9) entre sexos, clases de edad y poblaciones migratorias y sedentarias de currucas capirotadas ibéricas. Ninguna interacción fue significativa. En este análisis, el tamaño muestral es menor porque sólo se incluyen aves de edad y sexo conocidos.

Clasificación de las currucas capirotadas invernantes

Las currucas capirotadas fueron capturadas durante el periodo invernal (entre diciembre y febrero), y medidas de la misma manera que durante el verano. Las currucas capirotadas invernantes fueron muestreadas en la localidad más meridional (Campo de Gibraltar), donde las aves sedentarias locales coexisten con los conespecíficos migratorios más nortños. Las aves fueron estudiadas durante nueve inviernos consecutivos (1997-2006). El AFD desarrollado a partir de currucas capirotadas capturadas durante el verano fue aplicado a las aves invernantes. El comportamiento migratorio de las aves invernantes no era conocido, excepto para las aves anilladas y capturadas en ambas estaciones en la área de estudio, que fueron identificadas como individuos sedentarios (21 individuos), y para tres aves anilladas controladas fuera de las áreas de invernada que, por lo tanto, pudieron ser identificadas como individuos migratorios.

Validación del AFD

La fiabilidad del AFD para distinguir a las currucas capirotadas sedentarias pudo ser evaluado directamente considerando el número de clasificaciones correctas de las aves sedentarias que habían sido identificadas como tales a partir de recuperaciones de anillamiento. Sin embargo, muy pocas currucas capirotadas fueron identificadas

inequívocamente como migratorias (solo tres, que fueron correctamente clasificadas), y por lo tanto la fiabilidad del método no pudo ser evaluada directamente. Por este motivo, se empleó el análisis de las probabilidades posteriores de clasificación (P_C) derivadas del AFD como una aproximación alternativa. Dado que la población sedentaria es la misma a lo largo del año, mientras la población migratoria cambia debido a la llegada de migrantes nortños, cualquier cambio del verano al invierno en las P_C debería depender de la capacidad del AFD para clasificar correctamente a las aves migratorias. Así, si la fiabilidad del método es peor en invierno que en verano, las aves clasificadas como migratorias tendrían valores más bajos de P_C durante el invierno que durante el verano. Sin embargo, si el AFD funciona igualmente bien o mejor en invierno que en verano, entonces las P_C de las aves clasificadas como migratorias serían similares o mayores, respectivamente, en invierno en comparación con el verano. En cualquier caso, las aves asignadas al grupo sedentario deberían tener P_C similares en ambas estaciones, lo que puede ser empleado como un control de la calidad interna en los análisis de la variación estacional de la P_C .

RESULTADOS

Análisis de funciones discriminantes

Considerando todas las aves de la muestra de verano, las curruccas capirotadas migratorias tuvieron alas más largas y apuntadas, y colas más cortas, que las aves sedentarias (Tabla 2). En consecuencia, el AFD aplicado para diferenciar entre grupos poblacionales fue estadísticamente significativo (Wilk's Lambda = 0,42, aproximación de Rao: $F_{3,467} = 217,49$, $P < 0,0001$). Se obtuvieron las siguientes funciones de clasificación:

$$M = -719,13 + 6,05 \cdot T + 19,92 \cdot P8 - 2,98 \cdot WP$$

$$S = -703,20 + 6,95 \cdot T + 18,73 \cdot P8 - 4,01 \cdot WP$$

donde T es la longitud de la cola, P8 es la longitud de la octava primaria, WP es el índice de apuntamiento alar P1-P9 (todas las medidas en mm), y M y S representan los valores de clasificación para los grupos migratorios y sedentarios respectivamente. Así,

un ave de comportamiento migratorio desconocido es asignado al grupo para el que obtiene el mayor valor de clasificación.

	N	Cola	Octava primaria	Apuntamiento alar
Currucas migratorias	245	60,76 ± 0,13	54,93 ± 0,10	8,20 ± 0,09
Currucas sedentarias	226	61,99 ± 0,14	53,26 ± 0,10	5,80 ± 0,09

Tabla 2. Rasgos morfológicos de las currucas capirotadas migratorias y sedentarias ibéricas (medias, errores estándar y tamaños muestrales, todas las aves agrupadas).

El porcentaje de clasificaciones correctas fue muy similar en ambos grupos (Tabla 3). No se observaron diferencias significativas en la frecuencia de clasificaciones incorrectas entre grupos poblacionales ($\chi^2 = 0,39$, d.f. = 1, $P = 0,53$), clases de edad ($\chi^2 = 1,08$, d.f. = 1, $P = 0,3$) o sexos ($\chi^2 = 0,03$, d.f. = 1, $P = 0,86$), lo que confirmó que el agrupamiento de todos los datos no afectó a los resultados.

	N	Clasificaciones esperadas		Clasificaciones correctas
		Migratorias	Sedentarias	
Currucas migratorias	245	213	32	86,9%
Currucas sedentarias	226	25	201	88,9%
Ambos grupos	471	238	233	87,9%

Tabla 3. Matriz de clasificación obtenida a partir del AFD aplicado a las currucas capirotadas capturadas en verano. Se muestra, para cada población y para el conjunto, el tamaño muestral total (N), el número de currucas clasificadas correcta e incorrectamente, y los porcentajes de clasificaciones correctas.

Clasificación de las currucas capirotadas invernantes

El AFD anterior se empleó para clasificar 1257 currucas capirotadas invernantes capturadas en el sur ibérico. El modelo clasificó a 324 aves como sedentarias, y 933 aves como migratorias. De las 21 currucas capirotadas invernantes que pudieron ser identificadas inequívocamente como sedentarias sobre la base de recuperaciones de anillamiento, 20 fueron correctamente clasificadas. Esto representa un 95% de clasificaciones correctas, lo que fue similar a la tasa observada en la muestra de verano.

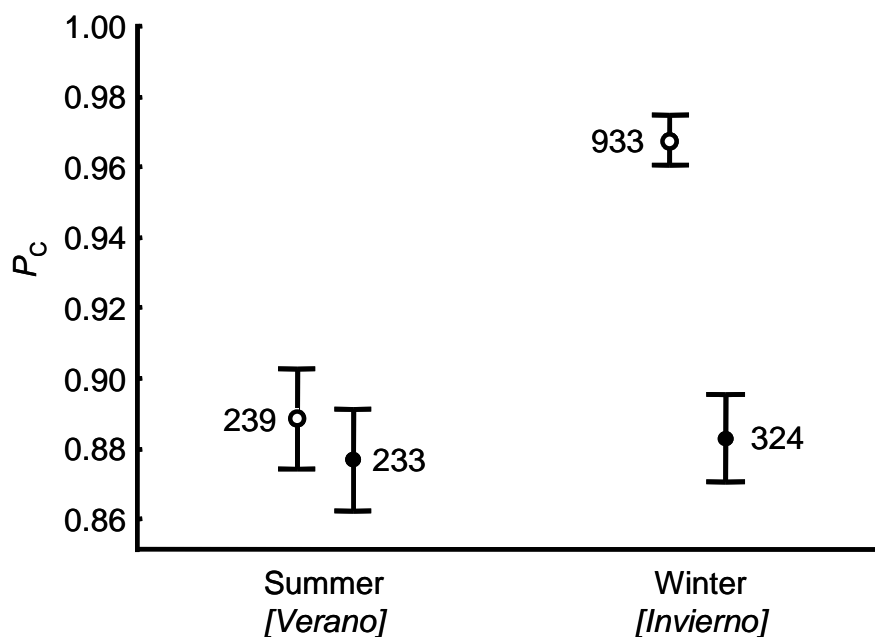


Figura 1. Variación de las probabilidades posteriores de clasificación (P_C : medias, errores estándar y tamaños muestrales) entre estaciones y poblaciones (puntos blancos: curruca migratorias, puntos negros: curruca sedentarias).

Un ANOVA que comparó las P_C entre grupos poblacionales y estaciones, reveló efectos significativos tanto del grupo poblacional ($F_{1,1725} = 58,57$, $P < 0,0001$) como de la estación ($F_{1,1725} = 45,63$, $P < 0,0001$). Además, también hubo una interacción significativa entre ambos factores ($F_{1,1725} = 33,26$, $P < 0,0001$; Fig. 1). Así, tanto la población migratoria como la sedentaria fueron asignadas a su grupo con similar P_C durante el verano (efecto del grupo durante el verano: $F_{1,470} = 0,94$, $P = 0,33$). Sin embargo, en la muestra de invierno, las curruca capirotadas migratorias fueron asignadas a su grupo con mayor P_C que en verano (efecto de la estación en los migrantes: $F_{1,1170} = 117,71$, $P < 0,0001$), mientras las curruca capirotadas sedentarias mostraron P_C más bajas que los migrantes (efecto del grupo durante el invierno: $F_{1,1255} = 161,59$, $P < 0,0001$), que no fue significativamente distinto de la P_C observada en verano (efecto de la estación en los sedentarios: $F_{1,555} = 0,29$, $P = 0,59$). Dicha interacción se debió a la aparición durante el invierno de muchas aves con una morfología del tipo migratoria extrema (Fig. 2). En consecuencia, estas aves fueron clasificadas como migratorias con P_C muy altas. Sin embargo, el espacio morfológico ocupado por las aves clasificadas como sedentarias no cambió sustancialmente del verano al invierno (Fig. 2).

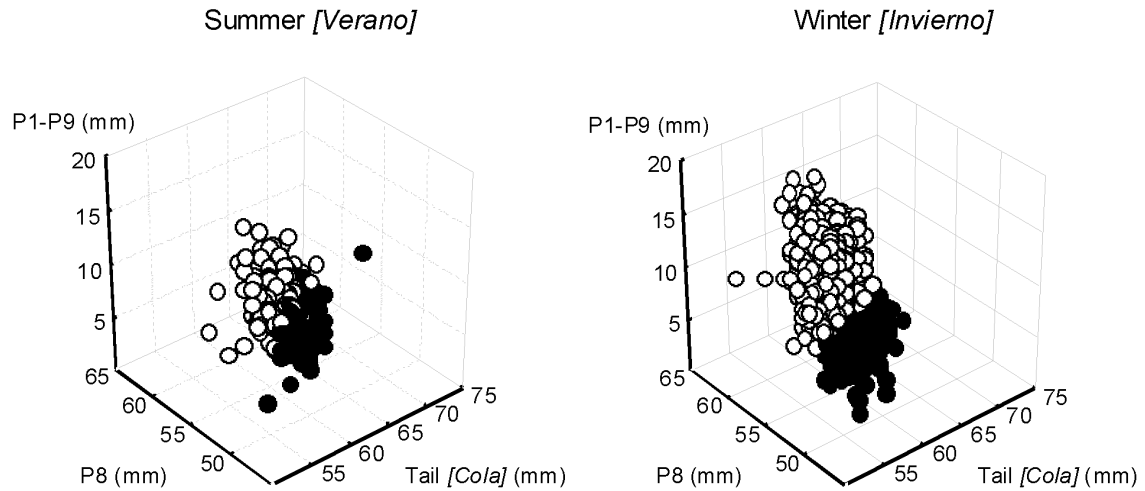


Figura 2. Variación de verano a invierno del espacio morfológico definido por la longitud de la octava primaria (P8), la longitud de la cola, y el índice de apuntamiento alar P1-P9, en curruca capirota sedentarias (puntos negros) y migratorias (puntos blancos).

DISCUSIÓN

La investigación actual en ornitología es testigo de la combinación de diferentes herramientas para la diferenciación de grupos poblacionales, con los métodos morfológicos siendo complementados por sofisticadas técnicas genéticas y biogeoquímicas (Webster *et al.* 2002, Bairlein 2003, Rubenstein y Hobson 2004, Bearhop *et al.* 2005). Sin embargo, mientras estas novedosas prácticas se hacen accesibles, los AFD siguen constituyendo una técnica fundamental (Pérez-Tris *et al.* 1999, 2000, Copete *et al.* 1999, Martín *et al.* 2000). La investigación basada en la asignación de individuos a diferentes grupos poblacionales depende totalmente de la fiabilidad de los métodos de clasificación, por lo que resulta esencial evaluar la validez de los métodos basados en AFD en el momento en que deben ser aplicados.

Este estudio muestra que la validez de los AFD morfológicos puede ser evaluada comparando las P_C de las aves usadas para generar las funciones discriminantes con las P_C de las aves que necesitan ser clasificadas. La utilidad de los análisis de P_C se confirmó gracias a la individualización de las aves por medio de métodos de marcaje (i.e. anillamiento). El análisis de las P_C puede ser aplicado a cualquier AFD empleado en ecología, tanto a aquellos ideados para sexar individuos, identificar especies, u otros propósitos. Por ello, se sugiere a los investigadores su uso para revisar la validez de sus métodos de clasificación.

Muchas especies de aves del Paleártico tienen poblaciones migratorias y sedentarias que coinciden en simpatría durante parte del ciclo anual (Berthold 2001). La distinción entre conespecíficos migratorios y sedentarios es necesaria para comprender como se reparten los recursos alimenticios, si ocupan diferentes tipos de hábitat, así como otras cuestiones importantes (Pérez-Tris y Tellería 2001, 2002). Este estudio demuestra que las funciones discriminantes publicados con anterioridad (Pérez-Tris *et al.* 1999) son efectivas para distinguir correctamente entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias en sus áreas de invernada en simpatría en el sur de la Península Ibérica. Además, este estudio también ilustra el problema que surge cuando los valores medios de los grupos varían entre el momento en el que el método de clasificación es generado, y el momento en el que debe ser aplicado. En el caso de las currucas capirotadas, la variación morfológica estacional se produjo por la aparición de individuos nortños en la muestra invernal que tienen una morfología migratoria exagerada en comparación con las aves migratorias ibéricas empleadas para generar el modelo (debería recordarse que es improbable la aparición en la Península Ibérica de poblaciones migratorias con rasgos migratorios menos marcados que las poblaciones reproductoras ibéricas; Fiedler 2005). Afortunadamente, dicha circunstancia fue ventajosa en este caso, causando una mejora notable en la capacidad del AFD para clasificar correctamente las currucas capirotadas migratorias durante el invierno. Sin embargo, la variación estacional en los rasgos morfológicos puede perjudicar la fiabilidad del AFD en otros escenarios, y los análisis de P_C pueden ser útiles para valorar y revelar estos problemas.

Como un resultado lateral de este estudio, se propone un nuevo AFD para distinguir entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias en las áreas de invernada en simpatría del sur de la Península Ibérica. Este nuevo AFD tiene una fiabilidad mayor con relación al propuesto con anterioridad (Pérez-Tris *et al.* 1999), ya que esta basado en una muestra más grande. Este AFD actualizado clasificó correctamente la mayoría de las aves durante el verano (88%), y la tasa de clasificaciones correctas se incrementó sustancialmente cuando el método se aplicó a currucas capirotadas invernantes. Así, las P_C aumentaron durante el invierno en las currucas capirotadas migratorias debido a la llegada de individuos nortños, para los que es improbable una clasificación incorrecta. Además, el porcentaje de clasificaciones correctas se mantuvo en las currucas capirotadas sedentarias entre estaciones, como se observó a partir de aves individualizadas con anillas. Asimismo, las P_C fueron similares en verano y en invierno

para los sedentarios. Por lo tanto, los rasgos morfológicos resultan fiables para distinguir entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias en las áreas de invernada del sur de la Península Ibérica.

El método de clasificación generado en este estudio funcionó correctamente, a pesar de que no consideró los efectos del sexo y la edad de las aves, ni tampoco la influencia de la variación morfológica debida a la muda o a ligeros desgastes del plumaje. Es posible que su mayor limitación este impuesta por el hecho de que la población sedentaria estudiada, que habita los bosques del área del Campo de Gibraltar, representa a los descendientes de la población restringida a dicha región durante la última glaciación. Aparentemente, esta población permaneció aislada de otras poblaciones de curruca capirotada durante un largo periodo histórico (Pérez-Tris *et al.* 2004). Una probable consecuencia de esto, es que esta población haya evolucionado adaptaciones morfológicas en respuesta a un estilo de vida sedentario que son más extremas que las observadas en otras áreas, como las islas atlánticas u otras partes del continente (Fiedler 2005), donde las currucas capirotadas han perdido su comportamiento migratorio recientemente (Pérez-Tris *et al.* 2004). Por lo tanto, es necesario corroborar si este AFD puede identificar con fiabilidad a los individuos sedentarios de otras poblaciones.

En cualquier caso, la posibilidad de separar a los individuos sedentarios locales en la área del Campo de Gibraltar, posiblemente una población única desde una perspectiva evolutiva (Pérez-Tris *et al.* 2004), proporciona una oportunidad excelente para estudios detallados de las interacciones de estos individuos y sus conespecíficos norteños durante los periodos de invernada en simpatría. Dichos estudios no solo tienen importantes implicaciones evolutivas (Pérez-Tris y Tellería 2002), sino que pueden ayudar a diseñar estrategias adecuadas para la conservación de unidades evolutivas particulares (Moritz 1994, Crandall *et al.* 2000). Además, dichas investigaciones pueden ser particularmente oportunas porque las interacciones entre currucas capirotadas migratorias y sedentarias tienen lugar en áreas dónde las actividades humanas pueden causar un impacto importante sobre los hábitats de esta especie, lo que podría tener diferentes consecuencias para cada grupo poblacional (Tellería *et al.* 2005).

BIBLIOGRAFÍA

- Bairlein, F. 2003. The study of bird migrations: some future perspectives. *Bird Study*, 50: 243-253.
- Bearhop, S., Fiedler, W., Furness, R.W., Votier, S.C., Waldron, S., Newton, J., Bowen, G.J., Berthold, P. & Farnsworth, K. 2005. Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science*, 310: 502-504.
- Bensch, S., Helbig, A.J., Salomon, M. & Seibold, I. 2002. Amplified fragment length polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers. *Molecular Ecology*, 11: 473-481.
- Berthold, P. 2001. *Bird migration: a general survey*. Oxford University Press, Oxford.
- Blem, C.R. 1990. Avian energy storage. *Current Ornithology*, 7: 59-113.
- Carbonell, R. & Tellería, J.L. 1998. Selección y uso del hábitat por cinco poblaciones ibéricas de Curruca Capirotada *Sylvia atricapilla*. *Ardeola*, 45: 1-10.
- Copete, J.L., Mariné, R., Bigas, D. & Martínez-Vilalta, A. 1999. Differences in wing shape between sedentary and migratory Reed Buntings *Emberiza schoeniclus*. *Bird Study*, 46: 100-103.
- Crandall, K.A., Bininda-Emonds, O.R.P., Mace, G.M. & Wayne, R.K. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 290-295.
- Fiedler, W. 2005. Ecomorphology of the external flight apparatus of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) with different migration behaviour. *Annals of New York Academy of Sciences*, 1046: 253-263.
- Griffiths, R., Double, M.C., Orr, K., Dawson, R.J.G. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, 7: 1071-1075.
- Hobson, K.A., Bowen, G.J., Wassenaar, L.I., Ferrand, Y. & Lormee, H. 2004. Using stable hydrogen and oxygen isotope measurements of feathers to infer geographical origins of migrating European birds. *Oecologia*, 141: 477-488.
- Jenni, L. & Winkler, R. 1989. The feather length of small passerines: a measurement for wing length in live birds and museum skins. *Bird Study*, 36: 1-15.
- Jenni, L. & Winkler, R. 1994. *Moult and ageing of European Passerines*. Academic Press. London.
- Kern, M.D. & Cowie, R.J. Ptilochronology proves unreliable in studies of nestling Pied Flycatchers. *Ibis*, 144: 23-29.

- Martín, C.A., Alonso, J.C., Alonso, J.A., Morales, M.B. & Pitra, C. 2000. An approach to sexing young Great Bustards *Otis tarda* using discriminant analysis and molecular techniques. *Bird Study*, 47: 147-153.
- Moritz, C. 1994. Defining "Evolutionarily Significant Units" for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 373-375.
- Pérez-Tris, J., Carbonell, R. & Tellería, J.L. 1999. A method for differentiating between sedentary and migratory Blackcaps *Sylvia atricapilla* in wintering areas of southern Iberia. *Bird Study*, 46: 299-304.
- Pérez-Tris, J., Carbonell, R. & Tellería, J.L. 2000. Identificación e importancia poblacional de los Petirrojos *Erithacus rubecula* locales durante la invernada en el sur de España. *Ardeola*, 47: 9-18.
- Pérez-Tris, J. & Tellería, J.L. 2001. Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology*, 32: 207-213.
- Pérez-Tris, J. & Tellería, J.L. 2002. Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology*, 71: 211-224.
- Pérez-Tris, J. & Santos, T. 2004. El estudio de la migración de aves en España: trayectoria histórica y perspectivas de futuro. *Ardeola*, 51: 71-89.
- Pérez-Tris, J., Bensch, S., Carbonell, R., Helbig, A.J. & Tellería, J.L. 2004. Historical diversification of migration patterns in a passerine bird. *Evolution*, 58: 1819-1832.
- Rubenstein, D.R. & Hobson, K.A. 2004. From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 256-263.
- Shirihai, H., Gargallo, G. & Helbig, A.J. 2001. *Sylvia warblers*. Princeton University Press, Princeton.
- StatSoft, Inc. 2002. STATISTICA user manual. StatSoft, Inc. Tulsa.
- Svensson, L. 1992. *Identification guide to European passerines*. L. Svensson, Stockholm.
- Tellería, J.L. & Carbonell, R. 1999. Morphometric variation of five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Journal of Avian Biology*, 30: 63-71.
- Tellería, J.L., Ramírez, A. & Pérez-Tris, J. 2005. Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: Shedding light on patterns to preserve processes. *Biological Conservation*, 124: 493- 502.

Webster, M.S., Marra, P.P., Haig, S.M., Bensch, S. & Holmes R.T. 2002. Links between worlds: unravelling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 76-83.

COMPORTAMIENTO MIGRATORIO Y ESTRATEGIAS DE MUDA EN PASERIFORMES

CONTENIDOS

Agradecimientos.....	9
Introducción general y conclusiones: comportamiento migratorio y estrategias de muda en passeriformes.....	11
Resumen.....	12
Compromisos entre migración y muda: marco conceptual.....	13
Objetivos.....	18
Consideraciones metodológicas.....	19
Resultados y discusión integradora.....	26
Conclusiones.....	31
Capítulo 1: Un estudio comparativo del comportamiento migratorio y la masa corporal como determinantes de la duración de la muda en passeriformes.....	33
Capítulo 2: Utilidad de la ptilocronología como método de estudio de la duración de la muda en aves.....	45
Capítulo 3: El comportamiento migratorio afecta al compromiso entre tasa de crecimiento y calidad de las plumas en la curruca capirotada <i>Sylvia atricapilla</i>.....	61
Capítulo 4: ¿Afecta la fenología de la muda al compromiso entre duración de la muda y calidad de las plumas? Una aproximación inter e intraespecífica.....	75
Capítulo 5: Comportamiento migratorio y asignación diferencial de recursos entre las plumas del ala y de la cola en la curruca capirotada <i>Sylvia atricapilla</i>.....	89
Capítulo 6: El comportamiento migratorio determina las propiedades mecánicas de las plumas de vuelo en la curruca capirotada <i>Sylvia atricapilla</i>.....	101
Bibliografía.....	113
Anexo I: Una prueba de la validez de los análisis de funciones discriminantes para diferenciar aves por sus rasgos morfológicos: el caso de las curruacas capirotadas (<i>Sylvia atricapilla</i>) migratorias y sedentarias invernantes en el sur ibérico.....	121